SYMBOLAE BOTANICAE UPSALIENSES VI:2
ARBETEN FRÅN BOTANISKA INSTITUTIONERNA I UPPSALA
UTGIVNA AV PROF. E. MELIN OCH PROF. J. A. NANNFELDT

ÜBER DIE BEDINGUNGEN DER MYKORRHIZABILDUNG BEI KIEFER UND FICHTE

VON

ERIK BJÖRKMAN

UPPSALA
A.-B. LUNDEQUISTSKA BOKHANDELN
(I DISTRIBUTION)

SYMBOLAE BOTANICAE UPSALIENSES

Under denna titel utgivas originalarbeten från Uppsala Universitets institutioner för fysiologisk och för systematisk botanik. Avhandlingarna publiceras utan jämna tidsintervall och utdelas till bibliotek, lärda sällskap, vetenskapliga institutioner, botaniska museer och trädgårdar i utbyte mot botaniska publikationer. De äro även till salu i bokhandeln *(A.-B. Lundequistska Bokhandeln, Uppsala)* för å varje avhandling utsatt pris.

Korrespondens och publikationer böra adresseras till *Professor E. Melin,* Institutionen för fysiologisk botanik, Uppsala.

Die in unregelmässigen Intervallen veröffentlichten *Symbolae Botanicae Upsalienses* enthalten Originalarbeiten aus den Instituten für physiologische und für systematische Botanik der Universität Uppsala. Sie werden Bibliotheken, gelehrten Gesellschaften, Instituten, botanischen Museen und Gärten im Austausch gegen botanische Publikationen zugesandt. Sie sind auch im Buchhandel *(A.-B. Lundequistska Bokhandeln, Uppsala, Schweden* zu den auf jeder Abhandlung angegebenen Preisen erhältlich.

Korrespondenzen und Publikationen erbitten wir uns unter folgender Adresse: *Professor Dr. E. Melin,* Institut für physiologische Botanik der Universität, Uppsala, Schweden.

The *Symbolae Botanicae Upsalienses,* published at irregular intervals, include original memoirs from the Institutes of Physiological and Systematic Botany of the University of Uppsala. They are mailed to libraries, learned societies, botanical institutes, museums and gardens in exchange for botanical publications. They are also sold *(A.-B. Lundequistska Bokhandeln, Uppsala, Sweden)* at prices quoted on every paper.

Correspondence and publications should be addressed as follows: *Professor Dr. E. Melin,* Institute of Physiological Botany of the University, Uppsala, Sweden.

Les *Symbolae Botanicae Upsalienses,* publiées à intervalles irréguliers, comprennent des mémoires des Instituts de Botanique Physiologique et de Systématique de l'Université d'Uppsala. Elles sont distribuées aux bibliothèques, sociétés savantes, instituts, musées et jardins botaniques en échange de publications botaniques. Elles sont aussi en vente *(A.-B. Lundequistska Bokhandeln, Uppsala, Suède)* aux prix indiqués sur chaque mémoire.

La correspondance et les envois de publications doivent être adressés comme suit: *Professor Dr. E. Melin,* Institut de Botanique Physiologique de l'Université, Uppsala, Suède.

SYMBOLAE BOTANICAE UPSALIENSES VI:2
ARBETEN FRÅN BOTANISKA INSTITUTIONERNA I UPPSALA
UTGIVNA AV PROF. E. MELIN OCH PROF. J. A. NANNFELDT

ÜBER DIE BEDINGUNGEN DER MYKORRHIZABILDUNG BEI KIEFER UND FICHTE

VON

ERIK BJÖRKMAN

UPPSALA
A.-B. LUNDEQUISTSKA BOKHANDELN
(I DISTRIBUTION)

UPPSALA 1942
ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI-A.-B.
42513

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Vorwort 5
Einleitung 7

I. Ausbildung und Frequenz der Mykorrhiza bei Kiefer und Fichte in schwedischen Waldgesellschaften 10
A. Terminologie und Methodik 10
B. Das Untersuchungsmaterial 15
C. Technik 16
D. Spezialbeschreibungen 16
E. Zusammenfassung der Mykorrhizastudien in der Natur . . . 55

II. Experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte 60
A. Gefässversuche mit Kiefer und Fichte in verschiedenen Humusformen 61
1. Methodik 61
2. Hatchs Theorie über die Ursachen der Mykorrhizabildung, geprüft auf schwedischen Humusformen (Versuch 1) . . . 71
3. Der Einfluss des Lichtes (Versuch 2) 79
4. Der Einfluss von Stickstoff und Phosphor (Versuch 3. Versuch 4. Versuch 5) 88
5. Der Einfluss von Licht, Stickstoff und Phosphor (Versuch 6. Versuch 7) 108
6. Der Einfluss von Kalium und Kalzium (Versuch 8) . . . 122
7. Der Einfluss von Holzasche (Versuch 9) 125
B. Kulturversuche mit Kiefer unter aseptischen Verhältnissen . . 129
1. Methodik 129
2. Der Einfluss von Licht und Glukose (Versuch 10) . . . 130
3. Der Einfluss von Licht, Glukose, Stickstoff und Phosphor (Versuch 11. Versuch 12) 133
4. Der Einfluss von Kalium und Kalzium (Versuch 13) . . 146
5. Der Einfluss von Wuchsstoffen (Versuch 14) 149

III. Besprechung und Zusammenfassung der Ergebnisse 154
A. Der Einfluss verschiedener Lichtstärken auf die Mykorrhizabildung 155
B. Der Einfluss verschiedener Nährstoffe auf die Mykorrhizabildung 155
C. Der Einfluss von Licht, Stickstoff und Phosphor auf die Mykorrhizabildung 156

D. Der Einfluss von Licht, Stickstoff und Phosphor auf den Gehalt an löslichen Kohlenhydraten in einjährigen Kiefern . . 161
E. Der Einfluss löslicher Kohlenhydrate der Wurzeln auf die Mykorrhizabildung 164
F. Vergleich zwischen den Bedingungen der Mykorrhizabildung und denen der Bildung von Wurzelknöllchen bei den Leguminosen und *Alnus glutinosa* 168
G. Schlussbetrachtungen 170

Allgemeine Zusammenfassung 172
Summary 176
Literaturverzeichnis 182

Vorwort.

Die vorliegende Arbeit ist das Ergebnis der während der Jahre 1936—1942 betriebenen Studien über die Bedingungen der Bildung von ektotropher Mykorrhiza bei Kiefer (*Pinus silvestris* L.) und Fichte (*Picea Abies* (L.) Karst.). Den Hauptteil dieser Studien bilden experimentelle Untersuchungen, teils im Gewächshaus, teils im Laboratorium. Als Grundlage für diese Untersuchungen habe ich in diese Abhandlung aber auch eine kurzgefasste Darstellung der Ausbildung der Mykorrhiza in der freien Natur aufgenommen. Obwohl die Frage, welche Faktoren die Mykorrhizabildung bei Nadelbäumen bestimmen, wohl nur auf experimentellem Wege gelöst werden kann, muss, neben den Ergebnissen des Experimentes, den direkten Naturstudien grosse Bedeutung beigemessen werden.

Hauptsächlich wurden die Untersuchungen in dem Institut für physiologische Botanik in Uppsala durchgeführt, wo auch das Material von zahlreichen Studienreisen nach verschiedenen Teilen Schwedens bearbeitet wurde. Ein Teil der experimentellen Untersuchungen wurde an »Statens skogsförsöksanstalt«, Experimentalfältet, ausgeführt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, bei dieser Gelegenheit meinem hochgeschätzten Lehrer, dem Vorstande des Instituts für physiologische Botanik in Uppsala, Herrn Prof. Dr. E. Melin, meinen herzlichsten Dank zu sagen für das grosse Interesse, das er meiner Untersuchung widmete, sowie für wichtige Ratschläge, anregende Diskussionen und sein stets ausserordentlich grosses Entgegenkommen.

Auch meinen übrigen akademischen Lehrern auf dem Gebiete der Botanik spreche ich meinen aufrichtigen Dank aus, vor allem Herrn Prof. Dr. N. E. Svedelius, Herrn Prof. Dr. J. A. Nannfeldt, Herrn Prof. Dr. R. Sernander und Herrn Prof. Dr. G. E. Du Rietz.

Grosse Dankbarkeit bin ich auch meinem verehrten Lehrer und Freunde, Herrn Prof. Dr. H. Hesselman schuldig, der mir mit Rat und Tat bei meiner Untersuchung beistand und mich in zahllosen Exkursionen und Diskussionen an seinen reichen Erfahrungen betreffs des schwedischen Waldes und seiner Probleme teilhaben liess.

Meinen Chefs, Kollegen und Freunden aus der zweijährigen Dienstzeit an »Statens skogsförsöksanstalt« bin ich ebenfalls sehr dankbar für

wertvolle Hilfe, inhaltsreiche Diskussionen und unvergessliche Gemeinschaft in Wald und Feld. Besonders wende ich mich da an meinen ehemaligen Chef, Herrn Prof. H. Petterson, der meine Arbeit kräftig unterstützte, und an meine Freunde, die Herren Prof. Dr. C. Malmström, Dr. L.-G. Romell, der mir viele wertvolle Ratschläge und Hinweise gab, Dr. O. Langlet und Oberförster L. Tirén. Auch Herrn Prof. Dr. T. Lagerberg an der Forstlichen Hochschule bin ich für grosses Entgegenkommen und wohlwollendes Interesse vielen Dank schuldig.

Aufrichtig danke ich auch Herrn Prof. Dr. O. Svanberg, der mich mit besonderer Gefälligkeit eine grosse Anzahl chemischer Analysen an Kiefern- und Fichtenpflanzen im Chemischen Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule durchführen liess. Für wertvolle Hilfe bei diesen Analysen danke ich auch Herrn Assistenten Dr. F. Nydahl, dessen Interesse und Sachkenntnis für die Ergebnisse dieser Untersuchung von grossem Werte waren.

Auch Herrn Dr. H. Burström danke ich herzlich für seine Hilfe bei chemischen Analysen und für ergiebige Diskussionen.

Chemische Analysen verschiedener Erdproben wurden hauptsächlich an »Statens skogsförsöksanstalt« ausgeführt. In diesem Zusammenhang drücke ich Frau fil. kand. K. Knutson und Fräulein M. Johansson meinen herzlichen Dank aus.

Herrn Gärtner E. Svensson, dem die Obhut der Gewächshauskulturen anvertraut war, bin ich für grosses Interesse sowie seine Geschicklichkeit und Sorgfalt vielen Dank schuldig.

Herrn Dr. S. Lundell spreche ich für die Bestimmung einer grossen Anzahl Pilze meinen Dank aus.

Meinen Kollegen am Institut für physiologische Botanik sage ich für gute Kameradschaft und wertvolle Ratschläge herzlichen Dank.

Für meine Untersuchungen erhielt ich sehr wertvolle finanzielle Unterstützung aus »Fonden för skogsvetenskaplig forskning«, der auch den grössten Teil der Drucklegung dieser Abhandlung bestritten hat. Für diese grosse Hilfe drücke ich meinen wärmsten Dank aus. Für besondere Zwecke erhielt ich auch Zuschüsse aus »Liljewalchs resestipendiefond«, »Lennanders stipendiefond« und »Hierta-Retzius stipendiefond«, wofür ich vielen Dank schuldig bin.

Für die Übertragung ins Deutsche und Hilfe bei der Druckberichtigung danke ich aufs herzlichste Herrn P. M. Deutsch, besonders für das grosse Interesse und die aufopfernde Arbeit, die er darauf verwandte.

Uppsala, Institut für physiologische Botanik, September 1942.

Erik Björkman.

Einleitung.

Seit geraumer Zeit liegen verschiedene Erfahrungen vor, die zeigen, dass die an der Mykorrhizabildung mit Bäumen beteiligten Pilze von der Symbiose Nutzen ziehen und sogar davon abhängig sein können. So wurde festgestellt, dass gewisse Bodenpilze, die bei bestimmten Bäumen Mykorrhizabildner sind, aufhören, Fruchtkörper zu entwickeln, sobald die betreffenden Bäume abgeholzt werden (s. z. B. Thesleff 1919; Melin 1925; Masui 1926; Romell 1930).

Anderseits zeigte bereits 1917 Melin, dass auf kürzlich trockengelegten Mooren Nadelbäumchen, die Mykorrhiza enthielten, grün und kräftig waren, während auf denselben Mooren Bäumchen ohne Mykorrhiza gelbgrün wurden und verkümmerten. Er wies ferner nach, dass das Ausbleiben der Mykorrhizabildung in gewissen Fällen durch das Fehlen mykorrhizabildender Pilze verursacht wird, die eine gewisse Zeit brauchen, um nach der Trockenlegung in das Moor einzuwandern.

In den letzten 15 Jahren sind in vielen Ländern zahlreiche Beispiele dafür angeführt worden, dass die ektotrophe Mykorrhiza, unter wechselnden äusseren Verhältnissen, für die Existenz verschiedener Nadelbäume unbedingt notwendig ist. Beispielsweise konnten so nach Kessel (1927) Kiefernpflanzen mancher Arten in Baumschulen in West-Australien nicht dazu gebracht werden, über eine gewisse Höhe (1—3 Zoll) emporzuwachsen, sondern bekamen eine kränkliche, gelbe oder rötliche Farbe oder starben sogar trotz bester Pflege ab. Nach vergeblichen Versuchen mit Düngung, Beschattung und ähnlichem gelang es schliesslich durch Zufuhr von Erde aus älteren Baumschulen, belegen in Süd-Australien, die Krankheitssymptome zu beseitigen. Bei den nun kräftig heranwachsenden Pflänzchen zeigte sich dann, dass sich an den Wurzeln reichlich Mykorrhiza gebildet hatte. Ähnliche Verhältnisse aus Australien sind später von Young (1936) mitgeteilt worden. Auch auf Java und Sumatra erwies es sich als unmöglich, Nadelbäumchen ohne Mykorrhiza aufzuziehen (Roeloffs 1930, zit. nach Hatch 1937), und die gleiche Erfahrung machte man in Südafrika (Anonymus 1931, zit. nach l. c.) und auf den Philippinen (Oliveros 1932, zit. nach l. c.). Hatch (1936) stellte fest, dass Kiefernpflänzchen, gezüchtet auf einem amerikanischen Prärieboden, wo Mykorrhizapilze fehlten, verkümmerten und einen Stickstoff-, Kalium- und Phosphorgehalt hatten, der sogar noch niedriger war als der von Pflänzchen in sehr schlechtem Humus, während Bäumchen im selben Prärieboden, der mit Mykorrhizapilzen geimpft worden war, kräftig wurden und normale Mengen der drei erwähnten Grundstoffe aufwiesen. Neuer-

dings ist WHITE (1941) zu den gleichen Ergebnissen gekommen. Bei einem Versuch in Black Rock Forest in New-York zogen MITCHELL, FINN & ROSENDAHL (1937) Pflänzchen von *Pinus Strobus* und *Picea rubra* in einer Mischung von Sand, Lehm und Sägespankompost auf, wobei die Pflanzen das ganze erste Jahr über nur schlecht gediehen, im nächsten Sommer jedoch an gewissen Stellen der Kultur grün und kräftig wurden. Es zeigte sich, dass die gut aussehenden Bäumchen durchwegs mit Mykorrhiza behaftet waren, während die siechen Pflanzen, die alle vor dem nächsten Winter eingingen, keine Mykorrhiza besassen. Während die Fichtenpflänzchen, die mit Mykorrhizapilzen infiziert waren, innerhalb zweier Monate ihr Trockengewicht um das 3 $^1/_2$fache vermehrt hatten, zeigten die übrigen in derselben Zeit nicht die geringste Trockengewichtszunahme. In amerikanischen Baumschulen, auf Ackerboden angelegt, traten an gewissen, vereinzelten Plätzen der Anbaufläche grüne und kräftige Pflänzchen auf, die alle mit Mykorrhiza behaftet waren, während Pflanzen ohne oder nur mit unbedeutender Mykorrhizabildung bald zu wachsen aufhörten und gelbbraun oder rotviolett wurden (MC COMB 1938; MILLER 1938).

Durch diese Erfahrungen hat die Erscheinung der Mykorrhizabildung bei den Bäumen neues Interesse gewonnen und zwar in praktischer wie in theoretischer Hinsicht.

Eine unerlässliche Bedingung für die Deutung und nähere Erforschung der Erscheinung ist eine möglichst genaue und vollständige Kenntnis der Bedingungen, die die Mykorrhizabildung regeln. An dieser Frage wurde schon mehrfach gearbeitet, ohne dass sie befriedigend geklärt wurde. Die für unsere bisherigen Kenntnisse grundlegenden Experimentalarbeiten sind die folgenden.

Aus umfassenden Untersuchungen der Physiologie einer Anzahl Mykorrhizapilze schloss MELIN (1921—1925), dass die wichtigste Voraussetzung für die Bildung der Mykorrhiza die wäre, dass die angreifenden Pilzhyphen die nötige Virulenz haben. Umstände, die die Virulenz der Pilze herabsetzen (ungünstiges p_H, Mangel an leichtzugänglichem Stickstoff, hemmende Stoffe), wirken der Mykorrhizabildung entgegen. Später zeigte MELIN (1927), dass die Mykorrhizabildung in gewissen Rohhumusformen trotz reichlichem Vorkommen und guter Ausbildung von mykorrhizabildenden Pilzen mehr oder minder unterdrückt sein kann. MELIN meint, dass die Ursache dazu wahrscheinlich in gewissen Eigenschaften der Humusformen selbst liegen dürfte, vor allem in der Lebhaftigkeit der Stickstoffmobilisierung. »Eine lebhafte Stickstoffmobilisierung könnte demnach die Ursache sein, teils dafür, dass die Pilze eine hinreichend hohe Virulenz erhalten, teils dafür, dass die Wurzelzellen hinreichend

kräftig werden. Eine mutualistische Symbiose würde hierdurch zustande kommen. Es ist a priori wahrscheinlich, dass Nitrate dabei günstiger wirken als Ammoniumsalze« (l. c., S. 493).

Aus Melins Untersuchungen ergab sich also, dass die Voraussetzungen für die Bildung der ektotrophen Mykorrhiza von äusseren Einflüssen abhängig sind. Diese Erkenntnis ist später von Hatch (1937) bestätigt worden. Er misst aber dem Stickstoff weder eine dominierende Bedeutung noch eine im allgemeinen positive Rolle bei. Er meint im Gegenteil, eine Mykorrhizabildung stelle sich dann ein, sobald, auf Grund relativen Mangels an Stickstoff, Phosphor, Kalium oder Kalzium im Substrat, irgend eines dieser Elemente im höheren Symbionten nur in niedrigen Konzentrationen vorkommt. Somit kommt Hatch auf Stahl (1900) zurück und fasst seine im wesentlichen mit Stahls übereinstimmende Auffassung (»the mineral salt theory«) in eine mehr final als kausal anmutende Theorie zusammen und meint, dass seine Versuchsergebnisse fähig seien zu »provide the bold outline for a picture of mycotrophy which is apparently capable of explaining all known peculiarities of the habit« (l. c., S. 143).

Indessen haben experimentelle Mykorrhizauntersuchungen, die vor einiger Zeit an Kiefern- und Fichtenpflänzchen durchgeführt wurden, gezeigt, dass die Bedingungen für die Mykorrhizabildung weit komplizierter sind (Björkman 1940). Ein allseitigeres Studium dieser Verhältnisse schien daher angezeigt.

In der vorliegenden Abhandlung ist die Frage der Voraussetzungen für die Bildung der ektotrophen Mykorrhiza bei Nadelbäumen auf zwei verschiedene Arten behandelt worden: teils durch Studien in der freien Natur, teils durch experimentelle Untersuchungen. Die Untersuchungen draussen in der Natur bestanden in Studien über Vorkommen und Ausbildung der Mykorrhiza bei Kiefer und Fichte auf einer Reihe von Plätzen in verschiedenen Teilen Schwedens. Wegen Raummangels kann hier jedoch nur eine geringe Anzahl von Repräsentanten für verschiedene allgemeine Waldgesellschaften aufgenommen werden. Die experimentellen Untersuchungen jener Faktoren, die die Mykorrhizabildung regeln, wurden dann unter Zugrundelegung der bei den Naturstudien erhaltenen Ergebnisse betrieben.

Die Frage der Bedeutung der Mykorrhizasymbiose ist in der vorliegenden Abhandlung beiseite gelassen. In praktischer Hinsicht dürfte es aber von bedeutendem Interesse sein zu studieren, von welchen Bedingungen die optimale Bildung der Mykorrhiza abhängig ist. Der wachs-

tumsfördernde Einfluss, den die Mykorrhiza, zumindest unter gewissen Verhältnissen, bei den Bäumen ausübt, braucht nämlich, wie eingangs angedeutet, nicht mehr in Zweifel gezogen zu werden, und schädliche Einwirkungen sind nie beobachtet worden. Bei Bäumen mit schwachem Wachstum günstige Bedingungen für eine optimale Mykorrhizabildung zu schaffen, dürfte daher unter allen Umständen von forstwirtschaftlicher Bedeutung sein.

I. Ausbildung und Frequenz der Mykorrhiza bei Kiefer und Fichte in schwedischen Waldgesellschaften.

A. Terminologie und Methodik.

Waldgesellschaften. Soweit es nur irgendwie möglich war, wurde die Mykorrhizabildung auf solchen Lokalitäten untersucht, die schon früher hinsichtlich der Vegetation und der ökologischen Verhältnisse eingehend studiert worden sind. Die untersuchten Flächen umfassen eine Reihe verschiedener, sehr allgemeiner schwedischer Waldgesellschaften. Diese wurden hauptsächlich nach Malmström (1926) klassifiziert, wobei ich als Grundlage für die Einteilung die gegenwärtige Bodenvegetation verwendete; der Boden wurde in Kürze gesondert beschrieben, ebenso der Baumbestand (vgl. Tamm 1940, S. 268). Die Zusammensetzung der Bodenvegetation wurde durch genaue Vegetationsanalysen auf einheitlichen Probeflächen rund um untersuchte Bäume oder Baumpflänzchen bestimmt. Die Ausdehnung dieser Flächen war von der Grösse der Baumpflanzen und der Einheitlichkeit der Bodenvegetation abhängig. Im folgenden werden ausführliche Vegetationsanalysen nur für gewisse charakteristische Waldgesellschaften angeführt. Für die übrigen hier beschriebenen wird, so weit wie möglich, auf schon früher publizierte Vegetationsanalysen vom selben Platz oder gleichen Waldgesellschaftstyp verwiesen. Der Deckungsgrad wurde nach der Methode Hult-Sernander bestimmt; die Bezeichnung + habe ich in gewissen Fällen angewandt, um das Vorkommen eines vereinzelten Exemplars anzugeben.[1]

Bodentypen. Bei den kurzgefassten Beschreibungen der Bodenbeschaffenheit der verschiedenen Waldpartien, wo die Entwicklung der Mykorrhiza untersucht wurde, ist Tamms Terminologie angewandt worden (s. Tamm 1920, 1931, 1940). Die Benennung Rohhumus (vgl. Hesselman 1917 *a*) wird in derselben ausgedehnten Bedeutung gebraucht wie P. E. Müllers Maar (Mor). Zwischen Hesselmans Vermoderungs(F-)schicht und seiner Humusstoff(H-)schicht unterscheide ich in jenen Fällen, wo die beiden Lager in der Humusdecke deutlich von einander abgegrenzt werden können.

Die chemische Beschaffenheit des Bodens wurde in dem Masse untersucht, als Erde aus der betreffenden Waldgesellschaft als Substrat bei den

[1] Die Nomenklatur stimmt überein mit der des Verzeichnisses »Förteckning över Skandinaviens växter« (1937 und 1941). Für Pilze sind Lundell & Nannfeldt (1934—1941) sowie mündliche Angaben von Dr. Lundell herangezogen worden.

experimentellen Studien angewandt wurde. Angaben über Humusgehalt, Volumgewicht, p_H (auch direkt in der freien Natur untersucht), Menge des Totalstickstoffs (N_{tot}), der Phosphorsäure (P_2O_5), des Kaliums (K_2O) und des Kalkes (CaO) sowie des ursprünglichen und in Lagerungsproben während 3 Monate gebildeten Ammoniak- und Nitratstickstoffs werden für diese Böden in Fig. 17 gegeben.

Wurzel- und Mykorrhizatypen. Zu eigentlichen Mykorrhizen wandeln sich die Kurzwurzeln des Wurzelsystems um, d. h. jene im engeren Sinne nahrungsaufnehmenden, feinsten Wurzelverzweigungen, die sich von den Langwurzeln vor allem dadurch unterscheiden, dass sie monarch sind, also nur einen Gefässstrang haben. Seitenwurzeln werden jene Langwurzeln benannt, die von der Hauptwurzel ausgehen, und im übrigen alle Wurzelverzweigungen von Langwurzelcharakter.

Kurzwurzeln sitzen entweder unmittelbar an der Hauptwurzel oder, was am häufigsten vorkommt, an Seitenwurzeln. In der freien Natur sind sowohl Kurzwurzeln als auch jüngere Seitenwurzeln bei Kiefer und Fichte mit Pilzen infiziert, und zwar entweder mit Mykorrhizapilzen oder parasitischen Bodenpilzen. Im ersten Falle werden die stärker oder schwächer mit Pilzen behafteten Wurzeln Mykorrhizen benannt, im zweiten Pseudomykorrhizen. Auch die Hauptwurzeln und ältere Seitenwurzeln können mitunter mehr oder minder infiziert sein. Draussen in der Natur sind so gut wie alle echten Kurzwurzeln mit Pilzmyzelien infiziert (vgl. Melin 1923, S. 265; Hatch & Doak 1933, S. 87), und auch bei den jüngeren Seitenwurzeln dürfte dies in grossem Ausmasse der Fall sein. Oft ist es nicht möglich, bloss dem Aussehen nach zwischen einer infizierten Kurzwurzel und einer infizierten Seitenwurzel von Langwurzelcharakter zu unterscheiden, und ich habe es daher aus praktischen Gründen für zweckmässig gehalten, bei der Zählung der auftretenden Mykorrhizen und Pseudomykorrhizen ausser allen echten Kurzwurzeln auch alle Seitenwurzeln bis zu einer Länge von 5 mm als Kurzwurzeln zu bezeichnen, während die übrigen längeren Seitenwurzeln Langwurzeln benannt werden. Wurzelverzweigungen, kürzer als 0,5 mm, sind überhaupt nicht mitgerechnet worden. Diese Klassifikationsmethode wurde bereits früher von Gast (1937) und Björkman (1940, 1941) angewandt. Auch vom physiologischen Gesichtspunkt aus erscheint sie als völlig berechtigt, da sich kein Anlass vorfindet anzunehmen, infizierte Seitenwurzeln verhalten sich physiologisch anders als infizierte Kurzwurzeln. Eine kompliziertere Einteilung des Wurzelsystems, wie sie etwa Aldrich-Blake (1930) vorgenommen hat, erwies sich als unnötig.

Eine Kurzwurzel, die zu einer Mykorrhiza umgewandelt ist, wird im allgemeinen erstens durch ihren meist gut ausgebildeten Hyphenmantel gekennzeichnet, der die Wurzel umkleidet und wovon feine, gewöhnlich mit Schnallen versehene Hyphen in die Umgebung ausstrahlen, und zweitens von dem interzellularen oder sogenannten Hartigschen Netzwerk, bestehend aus Pilzhyphen, die vom Hyphenmantel aus eindringen

und sich zwischen den meistens stark abgerundeten und hypertrophierten Zellen der primären Rinde ausdehnen.

Breiten sich die Hyphen auch intrazellular aus, so nennt man die Mykorrhiza ektendotroph (MELIN 1923, S. 108). Eine echt endotrophe Mykorrhiza mit bloss intrazellular wachsenden Pilzhyphen kommt bei Kiefer und Fichte nicht vor. Dagegen finden sich regelmässig intrazellular ausgebreitete, dünne Hyphen von parasitischer Natur in den Rindenzellen verschiedener Kurzwurzeln, die dann, wie erwähnt, Pseudomykorrhizen genannt werden. Diese sind oft schon makroskopisch leicht erkennbar, können aber bisweilen mit schlecht ausgebildeten, echten Mykorrhizen verwechselt werden. Das gilt besonders von der gabelförmig verzweigten Pseudomykorrhiza, die mitunter an der Kiefer auftritt. Pseudomykorrhizen sind im allgemeinen von dunkelbrauner Farbe und haben in der Regel keine Wurzelhaare, zumindest nicht an der Spitze. In der anatomischen Struktur werden sie im Gegensatz zu Mykorrhizen dadurch gekennzeichnet, dass die Rindenzellen nicht hypertrophiert sind und dass zarte Hyphen, vor allem von *M. R. atrovirens* (MELIN 1923, 1925, 1927), ziemlich schütter die Zellen durchkreuzen. Pseudomykorrhizen müssen von nichtinfizierten Kurzwurzeln wohl unterschieden werden, was jedoch in vielen Fällen ohne anatomische Untersuchung unmöglich ist. Nach den bisherigen Erfahrungen scheint man aber keinen besonderen Fehler zu begehen, wenn man sämtliche Kurzwurzeln, die nicht zu typischen Mykorrhizen umgewandelt sind, als Pseudomykorrhizen betrachtet, weil man nämlich, wie gesagt, triftige Gründe hat anzunehmen, dass nichtinfizierte Kurzwurzeln in natürlichen Böden kaum vorkommen.

Die eigentliche Mykorrhiza, die von einer grossen Anzahl Pilze gebildet wird (*Hymenomyzeten* und *Gasteromyzeten*, MELIN 1936; MODESS 1941), zeigt ein sehr wechselndes Bild. Zur Beschreibung der Mykorrhizaentwicklung habe ich aber nur eine geringe Anzahl verschiedener Mykorrhizatypen abgegrenzt. In der vorliegenden Arbeit wird die folgende Typeneinteilung angewandt, die in der Hauptsache mit der von MELIN vom Jahre 1927 übereinstimmt (vgl. auch BJÖRKMAN 1937, 1940, 1941):

Mykorrhiza *A*: Dieser Mykorrhizatyp ist bei der Kiefer unverzweigt oder gabelförmig verzweigt, bei der Fichte einfach oder monopodial verzweigt. Die Dicke des Hyphenmantels schwankt zwischen 0 und 80 µ; seine Farbe ist recht verschieden, von grauweiss bis dunkelbraun, wahrscheinlich in hohem Grade davon abhängig, welche Pilze die Mykorrhiza bilden. Hyphenstränge (d. h. dichte Verbände von Hyphen, die vom Hyphenmantel ausgehen) kommen bloss ausnahmsweise bei einigen Formen vor, besonders bei einer in Rohhumus sehr häufigen Mykorrhiza mit safrangelbem Mantel, der nach MELIN (1936, S. 1025) von *Corticium croceum* gebildet sein dürfte (im folgenden die »safrangelbe Mykorrhiza« benannt).

Mykorrhiza *B*: Dieser Typ wird dadurch gekennzeichnet, dass eine echte Mykorrhizastruktur (von derselben Art wie bei Mykorrhiza *A*) nur in der Spitze der Kurzwurzel vorkommt und dass die übrigen Teile der Kurzwurzel Pseudomykorrhizastruktur aufweisen. Im folgenden wird die *B*-Mykorrhiza zusammen mit der *A*-Mykorrhiza behandelt.

Mykorrhiza *C*: Dieser Typ, der für gewöhnlich »Knollenmykorrhiza« genannt wird, kommt bloss bei der Kiefer vor und wird hauptsächlich von *Boletus*-Arten gebildet (Melin 1923; vgl. Modess 1941). Er besteht in der Regel aus kurzen, zusammengewachsenen Kurzwurzelverzweigungen. Der Mantel ist dick (mitunter 100 µ), für gewöhnlich gelbgrau, und in der Regel strahlen zahlreiche kräftige Hyphenstränge von ihm aus. Mitunter kann eine *C*-Mykorrhiza unverzweigt sein, unterscheidet sich aber dann von einer *A*-Mykorrhiza durch ihren dicken, zottigen Hyphenmantel. Bei typischen *C*-Mykorrhizen umfasst die primäre Rinde ausserdem meistens 5—6 Zellschichten, während die einer *A*-Mykorrhiza nur aus 2—3 Zellreihen besteht (Melin 1923, S. 90 und 103).

Mykorrhiza *D*, die auch die »schwarze Mykorrhiza« genannt wird, tritt in zwei Typen auf, die sich von einander deutlich unterscheiden; teils mit dünnen, schwarzbraunen Hyphen, die einen sekundären Mantel an der ursprünglichen *A*-Mykorrhiza bilden (Typ *Da*, gebildet von *M. R. atrovirens*), teils mit gröberen, meist rein schwarzen Hyphen, die reichlich von der Oberfläche der Kurzwurzel ausstrahlen (Typ *Dn*, gebildet von *M. R. nigrostrigosum*, nach Hatch 1934). Der Mantel bei Mykorrhiza *Dn* ist besonders charakteristisch mit seinem pseudoparenchymatischen Bau und der »strahlenförmigen« Struktur (Melin 1927; Hatch 1934). Nach Lihnell (1939, S. 122, 1942) ist *M. R. nigrostrigosum* mit dem Myzel des in Waldböden oft vorkommenden Pilzes *Cenococcum graniforme* identisch.

Innerhalb desselben Mykorrhizatyps lässt sich eine Vielfalt von Formen unterscheiden, die dem Aussehen und dem anatomischen Bau nach von einander abweichen. So können beispielsweise die *A*-Mykorrhizen in dem einen Boden durchgehend dünn und ohne Mantel sein, in einem andern dagegen einen dicken, wolligen Mantel haben (vgl. Mangin 1910); gewisse *A*-Mykorrhizen können mit einem sehr kräftigen interzellularen Netzwerk versehen sein, während andere bloss ein dünnes Hartigsches Netz aufweisen usw. Eine eingehendere Einteilung besonders der *A*-Mykorrhizen wäre deswegen äusserst wünschenswert, lässt sich aber solange nicht durchführen, als man nicht genaue systematische Kenntnisse über jene Pilzmyzelien besitzt, die in die betreffende Mykorrhizaform eingehen.

Die Frequenz der Mykorrhiza wurde durch Zählung der vorkommenden verpilzten Kurzwurzelspitzen bestimmt. Wenn die Mykorrhiza

verzweigt war und mehrere Spitzen bildete, zählte ich jede Spitze für sich (vgl. HATCH 1937, S. 74, »mycorrhizal points«).

Diese Art der Zählung dürfte einen richtigeren Ausdruck für die Mykorrhizafrequenz liefern als die Methode, die Anzahl der verpilzten Kurzwurzeln anzugeben, weil diese, insbesondere bei Bäumen und älteren Pflanzen, oft wiederholt verzweigt sind und dadurch grosse Anhäufungen von Mykorrhizen bilden. Eine derartige Anhäufung lässt sich aber wegen ihrer Grösse nicht mit einer unverzweigten, verpilzten Kurzwurzel vergleichen, sofern man nämlich die quantitative Ausdehnung der Mykorrhizabildung betrachtet. In gewissen Fällen, insbesondere bei Mykorrhizen vom *C*-Typ, kann es indessen mit grossen Schwierigkeiten verbunden, ja manchmal einfach unmöglich sein, die Anzahl der verpilzten Wurzelspitzen exakt abzuschätzen. Die über die *C*-Mykorrhizen mitgeteilten Werte werden daher, in Hinsicht auf ihre approximative Natur, nur mit Vorbehalt wiedergegeben.

Lichtmessungen. Da die Lichtmenge im Walde nicht nur für das Wachstum der Bäume, sondern auch für die Mykorrhizabildung von ausserordentlicher Bedeutung ist (vgl. BJÖRKMAN 1940), war es von Interesse, so objektiv wie möglich die Lichtstärke zu einem bestimmten Zeitpunkt für jene Plätze anzugeben, wo die Mykorrhizabildung untersucht wurde. Zu diesem Zweck wurde die Lichtstärke mittels 2 Galvanometer, gradiert in Lux, gemessen, wobei das Licht auf zwei wagrecht gestellte Photoelemente (nach B. LANGE) mit Opalglasfilter fiel (Empfindlichkeitsmaximum der Elemente bei ungefähr 600 mμ).

Die Messung wurde auf die Weise vorgenommen, dass das eine Photoelement auf einem frei gelegenen Platz ausserhalb des Waldes aufgestellt wurde, wo die Lichtstärke gemessen werden sollte; das andere Element wurde dann entlang Taxierungslinien (im allgemeinen 5 Meter von einander entfernt) in den Wald hineingebracht, wo alle drei Meter abgelesen wurde. Durch Signale zu dem Mitarbeiter bei dem frei gelegenen Element konnten gleichzeitige Ablesungen inner- und ausserhalb des Baumbestandes vorgenommen werden, wobei ein durchschnittlicher Mittelwert für die Lichtstärke im Walde, ausgedrückt in % der Lichtstärke im Freien, erhalten wurde. Die Messungen wurden bloss in gleichmässig geschlossenen Beständen durchgeführt und umfassten in der Regel 200 Observationen, wodurch zufällige Abweichungen ausgeglichen sein dürften. Die meisten Messungen konnten sowohl bei wolkenlosem Himmel als auch bei trübem Wetter ausgeführt werden. In einigen Fällen, wo sich keine Lichtung in der untersuchten Waldpartie vorfand, wurde das Kontrollphotoelement am Ende einer zusammengefügten, $8\,^1/_2$ m langen Bambusstange angebracht, die dann in der Nähe der Untersuchungsfläche an jenem Platz aufgestellt wurde, der am offensten dalag. Die Photoelemente und die Galvanometer wurden vor den Messungen kalibriert.

Durch dieses Messverfahren wurden subjektive Fehlerquellen soweit als möglich eliminiert, und ich erhielt sichere Durchschnittswerte für die Lichtstärke in einem Waldbestand zu einem gewissen Zeitpunkt (vgl. frühere

Untersuchungen von Lichtverhältnissen im Walde von z. B. WIESNER 1907, ZON & GRAVES 1911, KNUCHEL 1914, GRASOVSKY 1929, SHIRLEY 1929, ATKINS & POOLE 1930).

In einigen Fällen wurde auch die qualitative Zusammensetzung des in die Waldpartie einfallenden Lichtes untersucht (s. S. 32). Zu diesem Zweck wurden drei Glasfilter (Schott & Gen., Jena) mit folgenden Eigenschaften verwendet (vgl. ÅBERG & RODHE 1942, S. 10—11):

	Rot (RG 1)	Grün (VG 9)	Blau (BG 5)
Transmissionsgebiet des Filters in mμ	590—	440—650	360—540
Optischer Schwerpunkt der Kombination Photoelement + Filter in mμ	640	530	460

B. Das Untersuchungsmaterial.

Das Untersuchungsmaterial bestand sowohl aus ganzen Wurzelsystemen von Kiefern- und Fichtenpflänzchen als auch aus Teilen von Wurzeln älterer Bäume. Von diesen sind, soweit das möglich war, nur ein- bis zweijährige Wurzeln in die Wurzelanalysen einbezogen worden. Bei jedem Bäumchen, das Gegenstand einer Untersuchung war, sind ausser Beobachtungen über die Ausbildung der Mykorrhiza auch solche über Alter, Höhe, Wurzellänge, Jahrestriebe und Nadellänge der betreffenden Pflanze angestellt worden. Diese Angaben wurden als Ergänzungen der übrigen Daten über die Mykorrhiza in den Tabellen aufgenommen.

Das Alter wurde durch Zählung der Jahresringe am Wurzelhals bestimmt, wobei Florogluzin und Salzsäure verwendet wurden, um die Jahresringe deutlicher hervortreten zu lassen. Was die Jahrestriebe betrifft, so habe ich die der drei letzten Jahre in mm gemessen; bezüglich der Nadellänge ist nur die der Nadeln des Vorjahres angeführt worden. Die Nadellänge des laufenden Jahres wurde nicht gemessen, weil die Untersuchungen ja zu verschiedenen Zeiten im Sommer durchgeführt werden mussten, wo in gewissen Fällen die neuen Nadeln noch nicht ausgebildet waren. Beim Studium der Trieb- und der Nadelentwicklung einer Pflanze dürfte es übrigens am richtigsten sein, die Entwicklung der Spitzentriebe mit jener der Vorjahrsnadeln zu vergleichen, denn die Länge der Jahrestriebe hängt von den Entwicklungsbedingungen im Vorjahre ab, die Ausbildung der Nadeln dagegen wird von den Milieuverhältnissen des laufenden Jahres bestimmt (HESSELMAN 1904; vgl. SYLVÉN 1916, S. 177). Die Wurzellänge gibt die approximative Länge der Langwurzeln an, gerechnet vom Wurzelhals. Die Mykorrhizafrequenz habe ich bei jeder untersuchten Pflanze in Prozenten sämtlicher vorkommenden Kurzwurzelspitzen angegeben.

Innerhalb jedes näher untersuchten Probeareals sammelte ich eine grosse Anzahl (20—100) Pflanzen, wobei nur völlig unbeschädigte Wurzelsysteme Gegenstand einer Wurzelanalyse waren. Im folgenden führe ich zwar nur eine kleine Anzahl der untersuchten Pflanzen an, doch können diese als besonders repräsentativ für die untersuchten Waldgesellschaften angesehen werden.

C. Technik.

Die Wurzeln untersuchte ich teils direkt bei und nach dem Herausziehen, teils fixierte ich sie in Karpetschenko-Nawaschins Lösung für eine spätere detaillierte Zählung und Prüfung der Kurzwurzeln. Das ganze Versuchsmaterial wurde unter der Präparierlupe bei 10—15facher Vergrösserung gesichtet. Für die mikroskopische Untersuchung wurden etwa 600 Schnitte angefertigt, die mit Orseillin BB und Anilinblau gefärbt wurden (Strasburger 1913, S. 752; Melin 1923, S. 89). Ausserdem wurde für mehr provisorische Untersuchungen eine grosse Anzahl Kurzwurzeln mit dem Gefriermikrotom geschnitten, wobei vor allem der Hyphenmantel und die Ausbildung des interzellularen Netzes berücksichtigt wurden.

D. Spezialbeschreibungen.

1. **Flechtenreicher Kiefernwald,** Staatsforst Åheden, Vindeln, Provinz Västerbotten (vgl. Hesselman 1917 *c*, 1926; Tamm 1920). Juli 1936 und Aug. 1938.

Der Boden ist gewöhnlich an der Oberfläche sehr trocken, denn er ist stark wasserdurchlässig. Der Bodenprofiltyp ist Eisenpodsol; die Bleicherde hat eine Dicke von 1—3 cm und geht ohne scharfe Grenze in die Orterde über (typischer »skarpmarkpodsol«, Tamm 1931). Die Humusschicht ist sehr dünn (1—2 cm). p_H in der Humusschicht 3,8—4,1. Chemische Analyse s. Fig. 17.

Die Bodenvegetation besteht aus einer Matte von Zwergsträuchern, meist Heidekraut und Preiselbeere, manchmal auch *Arctostaphylos Uva-ursi* und *Empetrum hermaphroditum*, die in einer geschlossenen Flechtenmatte von *Cladonia*-Arten und *Stereocaulon paschale* Inseln bilden (Tab. 1). Moose kommen nur spärlich nahe bei Baumstümpfen vor.

Von höheren Bodenpilzen wurden (Sommer 1938) folgende angetroffen: *Boletus edulis, B. luteus, B. scaber, B. versipellis* (= *rufus*) und *B. subtomentosus, Cortinarius* sp., *Hydnum aurantiacum* und *H. coeruleum, Polyporus perennis.*

Tabelle 1.

Vegetationsanalyse aus flechtenreichem Kiefernwald, Staatsforst Åheden, Vindeln. Probeflächen 2×2 m. 17.7. 1936.

	Geschlossener Bestand					Kahlschlag		
	1	2	3	4	5	6	7	8
Feldschicht:								
Arctostaphylos Uva-ursi . .	1	1	+	2	1	1	1	+
Calluna vulgaris	2	3	3	2	2	3	3	3
Empetrum hermaphroditum .	+	—	1	+	1	—	—	+
Vaccinium Vitis-idaea . . .	2	2	3	3	2	2	3	3
Pinus silvestris, Jungpflanzen	3	2	1	2	3	2	2	3
Bodenschicht:								
Dicranum scoparium	+	1	—	+	+	—	1	+
Pleurozium Schreberi	+	+	—	1	+	—	—	+
Polytrichum juniperinum . .	+	1	+	1	1	1	+	+
» *pilosum*	+	—	+	+	+	—	—	—
Cladonia alpestris	+	+	2	1	1	—	+	—
» *rangiferina*	4	3	3	3	2	2	2	1
« *silvatica*	2	3	3	4	3	2	2	3
» *uncialis*	1	1	1	+	2	1	+	1
Stereocaulon paschale	—	—	2	1	1	+	1	—

Der Kiefernbestand ist 85—100 Jahre alt und ziemlich schlechtwüchsig (Fig. 1). Die Dichtigkeit geht aus der Lichtmessung am 13.7. 1938 (11^h—12^h) bei trübem Wetter hervor, wobei die relative Lichtstärke (im Mittelwert aus 200 Messungen) 40 % des Lichtes im Freien betrug. Im geschlossenen Bestand kommen reichlich Kiefernpflanzen vor, aber diese sind sehr schlecht entwickelt, was wahrscheinlich mehrere Ursachen hat, wie Lichtmangel und die Konkurrenz mit den älteren Bäumen um Nahrung und Feuchtigkeit. Die meisten dieser kleinen Baumpflanzen sterben nach einigen Jahren ab. Dagegen werden sie oft sehr alt, wenn es ihnen gelingt, die ersten Jahre zu überleben, obwohl sie ein äusserst kümmerliches Dasein führen (sog. Zwergkiefernpflanzen, vgl. Fig. 2). Auf einem 20jährigen Kahlschlag dagegen, etwa 2 ha gross, sind die Bäumchen gut vorwärtsgekommen und zeigen jetzt auffallend kräftiges Wachstum mit starken Jahrestrieben und langen Nadeln. Diese Reaktion der Zwergpflanzen trat im allgemeinen ungefähr 5 Jahre nach Schaffung des Kahlschlags ein. Jedoch haben nicht alle unterdrückten Bäumchen auf dieselbe Weise reagiert, sondern einige zeigen noch immer Kummerwuchs. Das gilt insbesondere von

den Kiefernbäumchen an den Rändern des Schlages und unter Samenbäumen, wo sich besonders ausgeprägte Konkurrenzzonen ausgebildet haben.

Aus Tab. 2 geht hervor, dass die Ausbildung der Mykorrhiza auf demselben Boden bei verschiedenen Pflanzen sehr ungleichmässig sein kann. So scheint die Mykorrhizabildung bei mehr oder minder schlecht-

Fig. 1. Flechtenreicher Kiefernwald, Staatsforst Åheden, Vindeln, Provinz Västerbotten.

wüchsigen Pflanzen, die im geschlossenen Bestand auftreten (Ausnahmen s. Fig. 2), in der Regel nur schwach zu sein (im Durchschnitt 18 % *A*- und *B*-Mykorrhizen), dagegen sehr gut (im Durchschnitt 75 %) bei Pflanzen, die auf dem erwähnten Kahlschlag kürzlich kräftig heranzuwachsen begonnen haben. Bei sehr starken Jungbäumen, die sich entweder seit mehreren Jahren kräftig entwickeln oder vom Anfang ihrer Entwicklung an gut gedeihen, scheint die Mykorrhizabildung in der Regel reduziert zu sein (im Durchschnitt 27 % *A*- und *B*-Mykorrhizen). Die Ursache dazu soll später besprochen werden.

Aussehen und Bau der Mykorrhiza. Aus der mitgeteilten Übersicht ergibt sich, dass die *A*- und *B*-Mykorrhizen vorherrschen; besonders die *B*-Mykorrhiza ist zahlreich bei Pflanzen, die im Wachstum zunehmen. Bei jungen Pflanzen sitzen die Mykorrhizen oft sehr dicht, während sie bei

Tabelle 2.

Die Mykorrhizaentwicklung in flechtenreichem Kiefernwald, Staatsforst Åheden, Vindeln.

Nr.	Probefläche Nr.	Alter in Jahren	Höhe in cm	Jahrestriebe in mm			Vorjahrsnadeln in mm	Wurzeln in cm	Myk. *A* u. *B*		Myk. *C*		Myk. *Da*		Myk. *Dn*		Pseudomyk.	
				1934	1935	1936			Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%
Unterdrückte Kiefernpflanzen im geschlossenen Bestand																		
1	3	5	7	8	8	9	15	50	8	17	—	—	—	—	—	—	40	83
2	4	7	10	11	11	12	15	60	9	19	—	—	—	—	—	—	44	81
3	5	13	22	15	17	25	16	150	28	21	—	—	—	—	—	—	108	79
4	2	18	24	17	15	16	16	330	23	19	—	—	—	—	—	—	101	81
5	1	23	33	11	16	15	22	370	24	16	—	—	—	—	—	—	126	84
Kiefernpflanzen mit beschleunigtem Wachstum auf dem Kahlschlag																		
6	6	6	10	12	30	32	30	70	76	81	—	—	—	—	—	—	18	19
7	6	9	21	35	70	150	70	110	60	82	—	—	—	—	—	—	13	18
8	7	14	90	160	280	230	40	360	115	84	—	—	—	—	—	—	22	16
9	8	17	50	25	150	140	32	280	57	72	—	—	—	—	—	—	22	28
10	8	20	43	25	150	137	32	220	36	60	—	—	—	—	—	—	24	40
11	8	25	45	55	110	130	25	320	78	68	—	—	—	—	—	—	37	32
Seit mehreren Jahren auf dem Kahlschlag kräftig heranwachsende Kiefernpflanzen oder solche, die von Anfang an gut wuchsen																		
12	7	6	52	74	96	102	36	330	35	33	—	—	—	—	—	—	71	67
13	7	9	56	78	126	150	34	460	32	21	3	2	—	—	—	—	120	77
14	6	12	58	89	186	200	50	520	36	23	—	—	+ [1]	—	—	—	110	77
15	7	17	72	81	182	146	38	480	48	30	+	—	+	—	+	—	112	70
16	8	20	123	134	245	305	45	750	42	23	—	—	+	—	—	—	140	77
17	8	20	110	125	320	240	47	660	46	24	—	—	—	—	+	—	148	76
18	6	22	130	120	273	300	46	1 100	112	31	—	—	—	—	—	—	252	69
1—2jährige Wurzeln älterer Kiefern im geschlossenen Bestand								1 420	53	12	7	2	+	—	+	—	382	86

[1] + bezeichnet geringeres Vorkommen als 1 %.

älteren gewöhnlich schütter und in der Regel in dicken Anhäufungen da und dort an den Wurzeln vorkommen (vgl. Fig. 2).

A- und *B*-Mykorrhizen sind meistens mehr oder minder dunkelbraun mit ziemlich glatter Oberfläche, die älteren aber werden schwarz und schrumpfen. Sie sind im allgemeinen auffallend lang uud reich verzweigt (vgl. Fig. 3). Der Mantel ist für gewöhnlich dünn (10—15 µ), kann aber in Ausnahmefällen bis zu 25 µ dick werden. Das HARTIGsche Netz (3—5 µ) verschmälert sich nach innen zu und ist bei dieser Mykorrhizaform nur

Fig. 2. Etwa 30jährige Kiefernpflanze (Höhe 18 cm) von einem alten, vermoderten Stamm in geschlossenem Bestand in flechtenreichem Kiefernwald. Man beachte die kräftige Mykorrhizabildung bei schlechtem Wachstum der Pflanze. Die Mykorrhizen sind langgestreckt, reich verzweigt (vgl. Fig. 3) und kommen gruppenweise in dichten Ansammlungen vor. — Staatsforst Åheden, Provinz Västerbotten.

einschichtig. — Eine der Erscheinung nach ziemlich gleichartige *A*-Mykorrhizaform, die für gewöhnlich jedoch gar keinen Hyphenmantel besitzt und, wie es scheint, vor allem bei Pflanzen geschlossener Bestände vorkommt, wird von einer sehr kräftigen intrazellularen Infektion und einem ziemlich dicken HARTIGschen Netz (4—7 µ) gekennzeichnet, das nach innen zu nicht zarter wird und bisweilen um die äusserste Zellreihe herum mehrschichtig ist (Fig. 5). — Ausser diesen *A*- und *B*-Mykorrhizaformen wurde in einigen Fällen eine hellere Form angetroffen, meist als *B*-Mykorrhiza ausgebildet, mit deutlich ausstrahlenden, gelbgrauen Hyphen (Fig. 4). Der Mantel ist meistens 5—10 µ dick, und das nach innen zu dünner werdende HARTIGsche Netz 3—5 µ. — Auch die »safrangelbe Mykorrhiza« mit ihren charakteri-

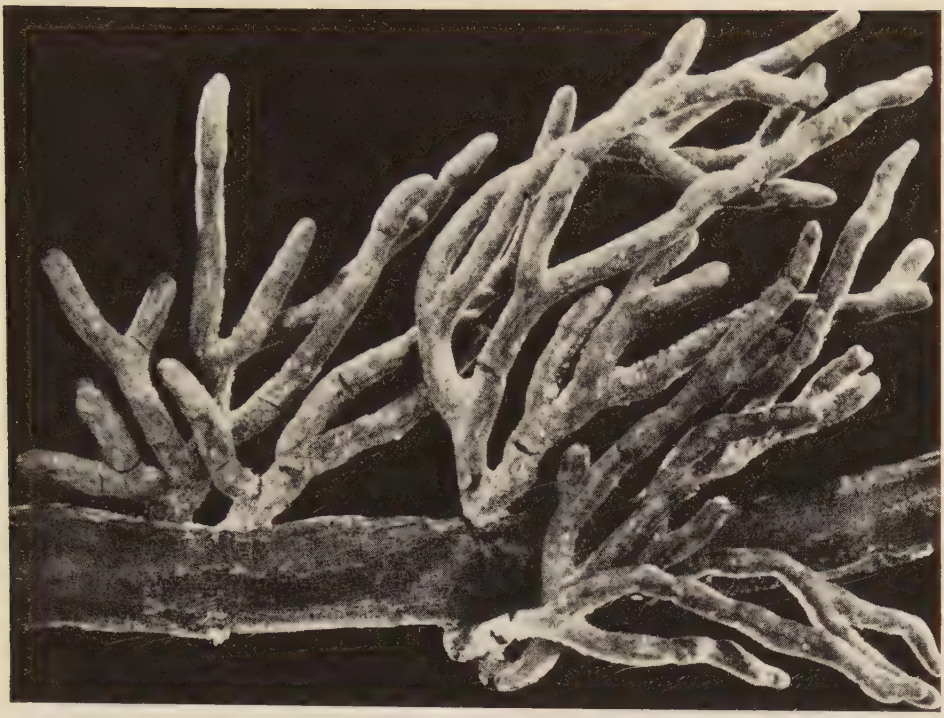


Fig. 3. Optimal ausgebildete, langgestreckte *A*-Mykorrhizen mit dunkelbraunem, glattem Mantel. 10fache Vergr. — Kiefer. Flechtenreicher Kiefernwald, Staatsforst Åheden, Provinz Västerbotten.

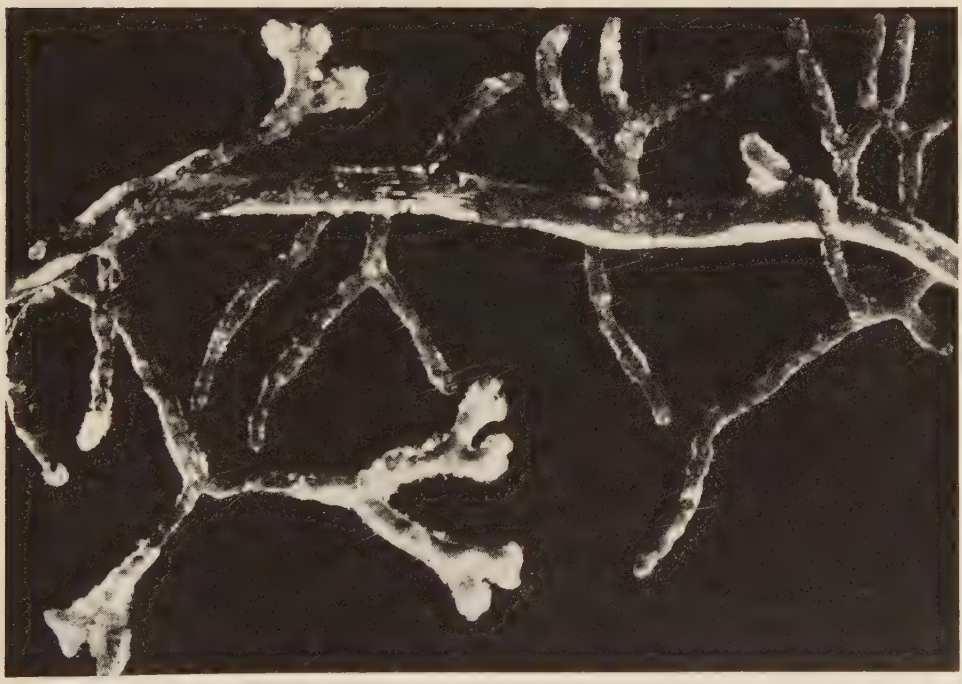


Fig. 4. Gabelförmig verzweigte, schwarzbraune Pseudomykorrhizen (rechts), links in *B*-Mykorrhizen mit gelbweissem Mantel übergehend. 10fache Vergr. — Kiefer. Flechtenreicher Kiefernwald, Staatsforst Åheden, Provinz Västerbotten.

Fig. 5. Längsschnitt durch eine ektendotrophe *A*-Mykorrhiza mit sehr dünnem Mantel (im Bilde ganz oben). Gut ausgebildetes HARTIGsches Netz, bis an den Zentralzylinder (ganz unten) heranreichend, sowie kräftige intrazellulare Hyphenfragmente in den Rindenzellen. 650fache Vergr. — Kiefer. Flechtenreicher Kiefernwald, Staatsforst Åheden, Provinz Västerbotten.

stischen Hyphensträngen wurde mehrmals beobachtet. Diese beiden letztgenannten Mykorrhizaformen scheinen sich vor allem an Pflanzen im geschlossenen Bestand auf vermoderten Stämmen oder Baumstümpfen zu konzentrieren.

C-Mykorrhizen von typischem Aussehen scheinen relativ spärlich vorzukommen.

Da- und *Dn*-Mykorrhizen wurden nur in einigen wenigen Fällen beobachtet. Überhaupt scheinen beide in flechtenreichen Kiefernwäldern selten zu sein.

Die Pseudomykorrhizen sind gut ausgebildet (Fig. 4); deutliche dünne Hyphen durchkreuzen ziemlich reichlich besonders die inneren Rindenzellen. Alle Kurzwurzeln, die nicht zu Mykorrhizen umgebildet sind, dürften typische Pseudomykorrhizen sein. Sie sind oft gabelförmig verzweigt, für gewöhnlich dunkelbraun bis schwarz und ähneln manchmal habituell sehr den mehr oder minder geschrumpften *A*- oder *B*-Mykorrhizen. Wurzelhaare fehlen meistens gänzlich.

2. **Flechtenreicher Kiefernwald,** Versuchspark Svartberget, Degerfors, Provinz Västerbotten (vgl. Malmström & Tamm 1926; Langlet & Tirén 1937). Juli 1936, 1937 und 1938.

Der Untergrund besteht hier aus feinstem Sande (»mjäla«), der ziemlich wasserhaltig ist. Der Bodenprofiltyp ist Eisenpodsol. Die Bleicherde hat eine Mächtigkeit von 2—3 cm. Die Humusdecke ist dünn (höchstens 3 cm). p_H in der Humusschicht 4,0—4,2.

Die Bodenvegetation besteht aus Zwergsträuchern, vorkommend in einer dünnen und niedrigen Bodenschicht aus Flechten, meist *Cladonia*-Arten. Einzelne Kräuter kommen auch in den weiter unten besprochenen Versuchsflächen vor, wo die Wurzeln von der Umgebung isoliert worden waren, und zwar *Chamaenerium angustifolium*, *Calamagrostis lapponica*, *Antennaria dioeca* und *Solidago Virgaurea*. Die Anwesenheit dieser Arten wie besonders *Polytrichum juniperinum* ist jedoch hauptsächlich an Partien zwischen und rund um die Schnittfurchen gebunden, die die Versuchsflächen abgrenzen (vgl. unten). Die Zusammensetzung der Vegetation stimmt im grossen ganzen mit der des oben beschriebenen flechtenreichen Kiefernwalds überein. Von höheren Bodenpilzen wurden (Sommer 1938) folgende angetroffen: *Boletus edulis*, *B. luteus* und *B. versipellis*, *Collybia dryophila* und *C. semitalis*, *Hydnum aurantiacum* und *H. coeruleum*, *Hypholoma fasciculare*, *Lactarius rufus*, *Polyporus perennis*. Besonders zahlreich traten gewisse Pilze, vor allem *Boletus luteus*, in und zwischen den Schnittfurchen rund um die unten zu erwähnenden isolierten Versuchsflächen auf.

Der Kiefernbestand ist etwa 200 Jahre alt und ziemlich schütter, da und dort mit grossen Lichtungen. Die Dichtigkeit in einer relativ einheitlichen Partie geht aus einigen Lichtmessungen hervor, die teils bei wolkenlosem Himmel (15.7. 1938, 13^h—14^h, 200 Messungen), teils bei trübem Wetter (22.8. 1938, 12^h—13^h, 100 Messungen) durchgeführt wurden. Dabei ergab sich für die relative Lichtstärke 51 bzw. 55 %. Die Zweige der Kiefern reichen oft weit herab (bis ungefähr 2 m über dem Erdboden) und sind mit Flechten behängt. Kiefernbäumchen bis zu einer Höhe von 2 m finden sich reichlich vor, wachsen aber äusserst langsam und haben oft ein hohes Alter.

Seit dem Jahre 1924 sind hier ausgedehnte experimentelle Untersuchungen über die Bedeutung der Wurzelkonkurrenz im Gange (angeordnet von Prof. H. Hesselman). Die Versuche umfassen Probeflächen verschiedener Grösse und Beschaffenheit. Durch alljährliche Erneuerung der tiefen Schnittfurchen werden die Flächen von der Umgebung isoliert gehalten. Auf einigen Flächen ist der Boden im Jahre 1930 behackt worden. Die Untersuchungen zeigen, dass die Pflanzen auf den isolierten Probeflächen, verglichen mit den ausserhalb dieser Flächen schlecht wachsenden Bäumchen, in ihrem Wachstum kräftig reagierten. Pflänzchen und junge Bäume auf den wurzelisolierten Flächen setzen kräftige Spitzentriebe an und haben lange Nadeln. An den Rändern der isolierten Partien, besonders zwischen den drei Furchen, die jede Versuchsfläche begrenzen, wuchsen auch sehr kräftige junge Kiefernpflanzen heran, die ein ausserordentlich gutes Wachstum

Tabelle 3.

Die Mykorrhizaentwicklung in flechtenreichem Kiefernwald, Versuchspark Svartberget, Degerfors.

Nr.	Alter in Jahren	Höhe in cm	Jahrestriebe in mm			Vorjahrsnadeln in mm	Wurzeln in cm	Myk. *A* u. *B*		Myk. *C*		Myk. *Da*		Myk. *Dn*		Pseudomyk.	
			1935	1936	1937			Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%
Kiefernpflanzen aus den wurzelisolierten Versuchsflächen																	
a) Junge Pflanzen mit gutem, gleichmässigem Wachstum																	
1	3	11	30	30	35	35	50	47	85	—	—	—	—	—	—	8	15
2	3	10	25	20	30	45	60	78	91	—	—	—	—	—	—	8	9
3	4	15	23	32	60	57	90	122	85	—	—	—	—	—	—	21	15
4	5	17	25	32	76	50	130	110	92	—	—	—	—	—	—	14	8
5	5	13	27	29	46	52	120	121	92	—	—	—	—	—	—	11	8
6	5	20	27	44	65	46	110	118	98	—	—	—	—	—	—	2	2
b) Pflanzen mit gutem, beschleunigtem Wachstum																	
7	6	17	19	22	70	45	100	71	76	—	—	—	—	—	—	23	24
8	8	19	15	60	62	47	110	54	75	—	—	—	—	—	—	18	25
9	12	30	26	40	46	32	120	76	77	—	—	—	—	1	1	20	22
10	12	44	32	100	115	38	170	143	81	—	—	—	—	—	—	34	19
11	12	40	50	52	70	43	130	44	81	—	—	—	—	—	—	10	19
12	16	27	15	35	45	31	160	79	61	—	—	—	—	—	—	50	39
Kiefernpflanzen aus unveränderten Partien																	
13	7	19	34	36	38	29	160	19	35	—	—	—	—	—	—	35	65
14	11	17	24	25	25	23	170	34	37	—	—	2	2	—	—	56	61
15	13	22	17	17	20	22	180	17	28	—	—	1	2	2	3	41	67
16	14	31	27	26	30	21	190	32	39	—	—	—	—	—	—	50	61
17	20	24	13	14	15	27	300	54	40	—	—	—	—	2	1	81	59
18	21	25	17	23	20	30	320	42	36	—	—	—	—	—	—	74	64
19	22	45	40	37	35	21	320	23	34	—	—	3	5	—	—	41	61

aufweisen. Innerhalb der Partien, wo der Boden behackt wurde, wachsen die Bäume etwas besser als in den vergleichbaren unberührten Teilen.

Kleinere Kiefern (2—25 Jahre alt) wurden in Hinsicht auf ihre Mykorrhizaentwicklung untersucht und zwar sowohl solche, die von den wurzelisolierten Versuchsflächen stammten, als auch andere, die von unberührten Partien kamen. Einige charakteristische Beispiele werden in Tab. 3 angeführt.

Wie aus den Beispielen in Tab. 3 hervorgeht, scheint die Mykorrhiza hier besser entwickelt zu sein als in dem früher beschriebenen Kiefernwald. Sogar bei älteren Pflanzen in den unveränderten Partien des geschlossenen Bestandes ergab sich, dass bis 30—40 % der Kurzwurzeln zu echten Mykorrhizen umgebildet waren. Am besten scheint die Mykorrhiza bei sehr jungen Pflanzen an und zwischen den Schnittfurchen zu sein. Eine streng genommen 100 %ige Mykorrhizabildung bei solchen Bäumchen ist keineswegs ungewöhnlich.

Aussehen und Bau der Mykorrhiza. Die auftretenden *A*- und *B*-Mykorrhizen stimmen der Erscheinung nach völlig überein mit den entsprechenden Typen aus dem früher beschriebenen flechtenreichen Kiefernwald. So ist die dunkelbraune, reich verzweigte, ziemlich langgestreckte *A*- und *B*-Mykorrhiza mit einem meist dünnen Mantel und ausschliesslich interzellularer Infektion am häufigsten. Vor allem bei unterdrückten Pflanzen mit langsamem Wachstum wurde auch oft eine Mykorrhiza mit äusserst dünnem Mantel und kräftiger intrazellularer Infektion beobachtet. — Bei vermoderten Bäumen und Baumstümpfen kommen, wenngleich spärlich, die oben beschriebenen *A*- und *B*-Mykorrhizaformen mit einem mehr locker aufgebauten Mantel und ausstrahlenden Hyphen und Hyphensträngen vor.

C-Mykorrhiza scheint hier noch seltener als in der vorhergehenden Lokalität aufzutreten.

Da- und *Dn*-Mykorrhizen dürften ebenfalls sehr selten sein.

Die Pseudomykorrhiza dagegen ist gut entwickelt und stimmt völlig mit der früher beschriebenen überein.

3. Moosreicher Fichtenwald vom *Vaccinium*-Typ, Storliden, Versuchspark Kulbäcksliden, Degerfors, Provinz Västerbotten (vgl. Hesselman 1937; Tirén 1937). Juli 1937 und 1938.

Der Untergrund wird von Moräne gebildet. Der Bodenprofiltyp ist Eisenpodsol mit einer etwa 11 cm dicken Bleicherdeschicht. Die Humusdecke ist etwa 5—7 cm dick (F-Schicht 3—4 cm, H-Schicht 2—3 cm). p_H in der F-Schicht 4,1, in der H-Schicht 3,8. Der Humus ist zäh und filzartig. Chemische Analyse s. Fig. 17.

Die Bodenvegetation besteht vor allem aus einer geschlossenen Decke von Heidelbeerkräutern mit den üblichen Waldmoosen in der Bodenschicht.

Tabelle 4.

Vegetationsanalyse aus moosreichem Fichtenwald, Storliden, Versuchspark Kulbäcksliden, Degerfors. Probeflächen 2 × 2 m. 15—17.7. 1937.

	1	2	3	4	5	6	7
Feldschicht:							
Calluna vulgaris	+	—	—	—	—	+	—
Empetrum hermaphroditum	1	—	+	1	—	+	—
Linnaea borealis	1	2	1	2	+	1	—
Vaccinium Myrtillus	4	5	5	4	3	5	4
» *Vitis-idaea*	1	+	—	1	—	+	1
Lycopodium annotinum	1	+	—	1	—	—	+
» *complanatum*	—	+	+	1	—	—	—
Listera cordata	—	+	—	+	+	—	—
Maianthemum bifolium	1	—	+	—	—	+	—
Melampyrum pratense	1	1	+	—	—	1	+
» *silvaticum*	+	—	+	—	+	+	—
Trientalis europaea	—	+	—	1	1	—	+
Deschampsia flexuosa	+	1	+	—	—	—	+
Luzula pilosa	+	+	1	1	—	+	—
Picea Abies, Jungpflanzen	1	2	2	1	—	—	1
Pinus silvestris, Jungpflanzen	—	2	1	1	1	1	1
Sorbus aucuparia, »	+	—	1	—	—	—	1
Bodenschicht:							
Ctenium crista castrensis	2	1	1	+	+	1	—
Dicranum fuscescens	+	1	—	—	+	1	+
Hylocomium proliferum	3	4	3	3	2	3	3
Pleurozium Schreberi	1	1	+	+	1	2	1
Polytrichum commune	—	—	—	1	+	—	—
Barbilophozia lycopodioides	+	+	1	1	+	—	—

Einzelne Gräser und Kräuter finden sich da und dort in die Heidelbeerdecke eingesprengt, besonders an den mehr offenen Stellen. Die Zusammensetzung der Vegetation auf einer Anzahl Probeflächen mit kleineren, genauer untersuchten Kiefern und Fichten geht aus Tab. 4 hervor.

Folgende höhere Bodenpilze wurden (Sommer 1938) gefunden: *Boletus scaber* und *B. versipellis*, *Lactarius rufus*, *Russula paludosa* (= *elatior*).

Der ältere Wald besteht aus einem etwa 200jährigen Fichtenbestand mit einzelnen älteren Kiefern (Fig. 6). Die Fichten sind besonders schlechtwüchsig, flechtenbehaftet und zum grossen Teil von holzzerstörenden Pilzen

angegriffen. Die Dichtigkeit ist nicht gross. Im Durchschnitt (von 200 Messungen) betrug die Lichtstärke im Bestand bei wolkenlosem Himmel (23.8. 1937, 11^h—12^h) 52 % des Lichtes im Freien und bei trübem Wetter (14.7. 1937, 13^h—14^h) 65 %. Besonders in grösseren Lichtungen finden sich kleine Kiefern und Fichten.

Fig. 6. Moosreicher Fichtenwald vom *Vaccinium*-Typ, Storliden, Versuchspark Kulbäcksliden, Provinz Västerbotten.

Die Kurzwurzeln sitzen in der Regel ziemlich dicht und sind meist zu Pseudomykorrhizen von schmalem, unverzweigtem Typ umgewandelt (Tab. 5). In den Spitzen kommen jedoch sehr oft zahlreiche Hyphen vor, die für gewöhnlich nicht durch die Rinde hindurchdringen. Wo das trotzdem eintrifft, bildet sich typische *B*-Mykorrhiza mit mehr oder minder gut entwickeltem Mantel (Fig. 7).

Aussehen und Bau der Mykorrhiza. Die *A*- und *B*-Mykorrhizen sind meist stark verzweigt und werden von einem recht gut ausgebildeten, grauweissen bis dunkelbraunen Mantel (10—20 µ) mit ausstrahlenden Hyphen gekennzeichnet. Vom Mantel aus erstreckt sich zwischen den Rindenzellen ein gut ausgebildetes, aber ziemlich dünnes HARTIGsches Netz, das nach innen gegen den Zentralzylinder zu etwas schwächer wird. — Eine Mykorrhizaform mit demselben anatomischen Aufbau wie die vorhergehende, aber mit dickem (20—30 µ), beinahe glänzendem, dunkelbraunem Mantel, die hauptsächlich in Mullböden vorzukommen scheint (vgl. Fig. 14), wurde ebenfalls einigemale

Tabelle 5.

Die Mykorrhizaentwicklung in moosreichem Fichtenwald, Storliden Versuchspark Kulbäcksliden. Degerfors.

Nr.	Probefläche Nr.	Alter in Jahren	Höhe in cm	Jahrestriebe in mm			Vorjahrsnadeln in mm	Wurzeln in cm	Myk. *A* u. *B*		Myk. *C*		Myk. *Da*		Myk. *Dn*		Pseudomyk.	
				1935	1936	1937			Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%
								Kiefer										
1	2	14	24	20	20	25	31	170	52	29	14	8	18	10	13	7	81	46
2	5	17	23	30	34	34	31	200	81	27	8	3	24	8	30	10	160	52
3	2	19	42	36	46	38	40	220	110	31	18	5	29	8	31	9	168	47
4	6	20	48	56	48	60	36	190	51	29	8	5	20	12	26	15	68	39
5	3	22	48	67	60	100	46	190	52	33	—	—	9	7	13	8	82	52
								Fichte										
6	1	11	18	9	10	11	6	120	14	21	—	—	8	12	7	10	38	57
7	3	12	20	10	9	9	6	150	45	35	—	—	12	9	20	16	51	40
8	2	17	26	15	16	15	7	220	38	29	—	—	7	5	9	7	76	59
9	7	19	23	15	10	10	6	180	45	34	—	—	8	6	48	36	32	24
10	4	25	35	14	18	20	7	260	56	23	—	—	19	8	58	23	115	46
1—2jährige Wurzeln älterer Bäume							*Kiefer*	1 380	782	17	107	2	612	14	316	7	2 718	60
							Fichte	2 110	937	18	—	—	552	10	284	5	3 549	67

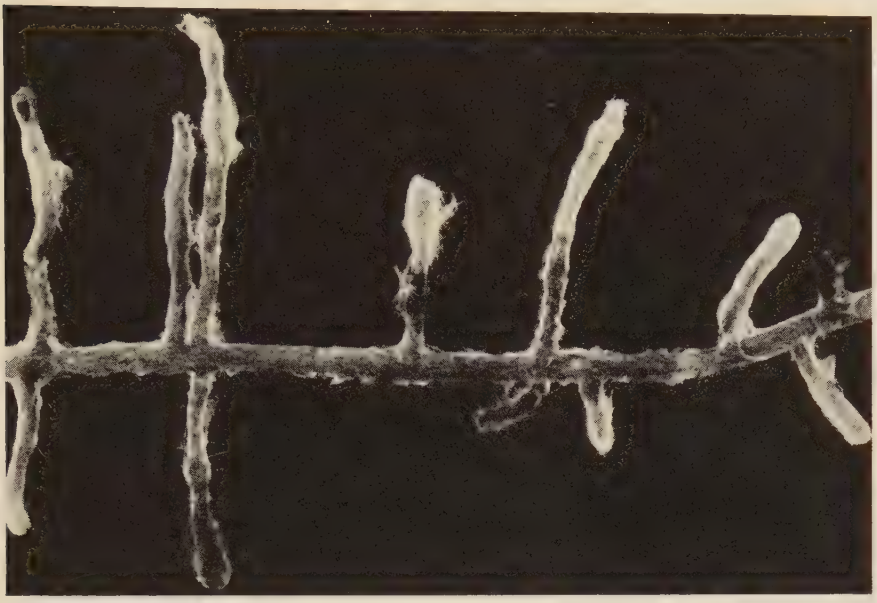


Fig. 7. Pseudomykorrhizen und *B*-Mykorrhizen. Ganz unten im Bilde eine *Da*-Mykorrhiza. 10fache Vergr. — Fichte. Moosreicher Fichtenwald, Storliden, Versuchspark Kulbäcksliden, Provinz Västerbotten.

Fig. 8. Typische *Dn*-Mykorrhiza, von *M. R. nigrostrigosum* gebildet. 28fache Vergr. — Moosreicher Nadelmischwald, »Brända holmen«, Versuchspark Kulbäcksliden, Provinz Västerbotten. Nach HATCH 1934, 1937.

angetroffen. — Eine andere, auch recht seltene *A*-Mykorrhizaform wird durch das Fehlen des Mantels gekennzeichnet sowie durch ein sehr kräftiges, 1—2-schichtiges, grosszelliges HARTIGsches Netz, das sich bis an den Zentralzylinder hin ausbreitet. Ausserdem findet sich eine sehr kräftige intrazellulare Infektion von derselben Art vor, wie sie bei einer *A*-Mykorrhizaform aus flechtenreichem Kiefernwald beschrieben wurde. Ausser den bisher erwähnten Mykorrhizaformen tritt auch die »safrangelbe Mykorrhiza« ziemlich reichlich auf, nicht zuletzt in der Nähe vermoderter Baumstämme.

C-Mykorrhiza vom charakteristischen, zusammengesetzten Typ ist nicht ungewöhnlich.

Da- und *Dn*-Mykorrhizen (Fig. 7 und 8) sind besonders häufig und kommen abwechselnd mit gut ausgebildeten *A*- und *B*-Mykorrhizen über dem ganzen Wurzelsystem vor, am reichlichsten jedoch in dessen oberen Teilen.

Im Jahre 1929 wurden einige Kahlschläge im eben beschriebenen Walde mit Kiefernsamen besät (s. TIRÉN 1934). Nach der Abholzung ging die ursprüngliche Vegetation stark zurück, und *Deschampsia flexuosa* sowie mehrere sog. Nitratpflanzen wie *Rubus idaeus* und *Chamaenerium angustifolium* wanderten ein. Die Kiefernpflänzchen entwickelten sich sehr günstig und wiesen kräftige Nadeln und Jahrestriebe auf. Die Mykorrhizabildung ist jedoch nicht sonderlich gut (im Durchschnitt 20 bis 30 % *A*- und *B*-My-

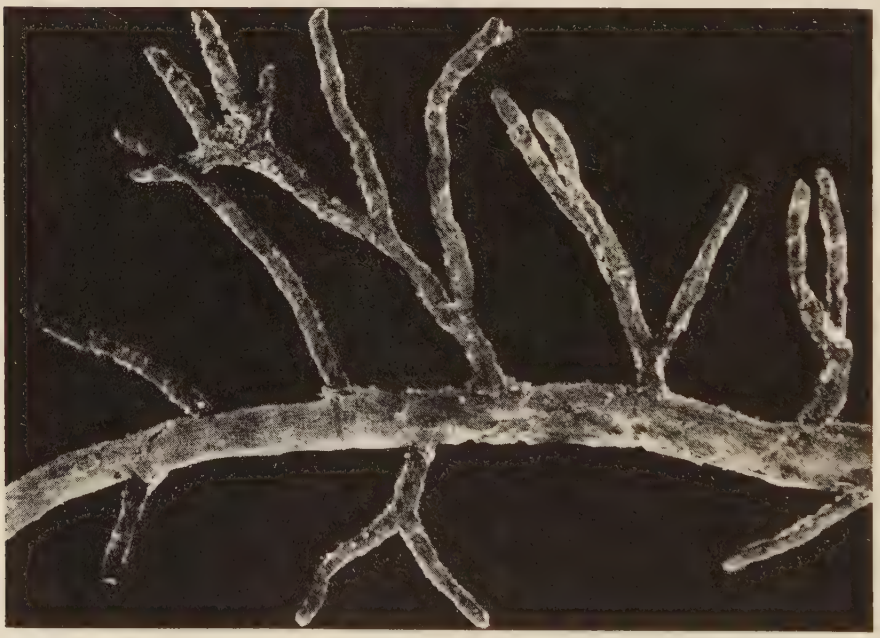


Fig. 9. Pseudomykorrhizen, sporadisch ausgebildet als dünne *A*- und *B*-Mykorrhizen ohne Mantel. 10fache Vergr. — Kiefer. Kahlschlag in moosreichem Fichtenwald, Storliden, Versuchspark Kulbäcksliden, Provinz Västerbotten.

korrhizen), und die auftretende Mykorrhiza ist so gut wie ausschliesslich von einem einzigen Typ, der ohne scharfe Grenze in typische Pseudomykorrhiza übergeht (Fig. 9). Sie ist oft stark verzweigt und hat entweder gar keinen oder nur einen sehr dünnen Hyphenmantel. Das HARTIGsche Netz ist recht unansehnlich und sporadisch entwickelt.

Es ist eine alte Erfahrung, dass gewisse, sicher nachgewiesene Mykorrhizapilze, die Waldbäume begleiten, nach der Abholzung jener Bäume verschwinden, und der hier beschriebene, einheitliche Mykorrhizatyp bei jungen Kiefern auf einem abgeholzten Gebiet mit einer ursprünglich reichen und mannigfaltigen Pilzflora kann auch darauf hindeuten, dass viele von den Pilzen, die sich früher in der Humusdecke vorfanden, verschwanden oder geschwächt wurden. Weiter ist beachtenswert, dass Mykorrhiza vom Typ *Dn*, die im ursprünglichen Bestand recht häufig war, bei den Kiefernbäumchen auf dem Kahlschlag gänzlich zu fehlen scheint. Mykorrhiza *Da*, in die das parasitische *M. R. atrovirens* eingeht, kommt dagegen keineswegs selten vor.

4. Moosreicher Nadelmischwald vom *Vaccinium*-Typ, »Brända holmen«, Versuchspark Kulbäcksliden, Degerfors, Provinz Västerbotten (vgl. HESSELMAN 1937; GAST 1937). Juli 1936.

Der Waldbestand ist auf einer nicht versumpften Insel im Moore Degerö Stormyr belegen. Der Untergrund besteht aus steiniger Moräne. Der Bodenprofiltyp ist Eisenpodsol mit einer regelmässigen, ungefähr 10 cm dicken Bleicherdeschicht. Die Humusdecke besteht aus einer deutlichen, etwa 2 cm dicken F-Schicht (p_H 4,8) und einer 2—3 cm mächtigen H-Schicht (p_H 4,3).

Was die Zusammensetzung der Bodenvegetation betrifft, wird auf HESSELMANS (1937, S. 552, Tab. 2) Standortsanalyse vom selben Platz verwiesen. Folgende höhere Bodenpilze wurden (Sommer 1938) angetroffen: *Boletus scaber*, *Cortinarius delibutus, C. cinnamomeus* und *C. semisanguineus, Gomphidius glutinosus*, *Lactarius vietus, Mycena* sp., *Polyporus ovinus*.

»Brända holmen« wurde um das Jahr 1866 von einem Waldbrand heimgesucht. Im Winter 1926/27 wurde eine Anzahl überständiger Fichten abgeholzt, und 1931 wurde auch der Birkenbestand gelichtet. Das Durchschnittsalter des Waldes war 1937 nach HESSELMAN 47 Jahre. Die Bäume zeigen gegenwärtig gutes Wachstum, und natürlicher Nachwuchs tritt in dem Masse auf, als der Lichtzutritt es zulässt. Dieser schwankt recht stark, da die Dichtigkeit des Bestandes ziemlich ungleich ist. Die Messung der Lichtstärke wurde teils bei klarem Himmel (23.8. 1938, 10^h—11^h), teils bei trübem Wetter (14.7. 1938, 11^h—12^h) durchgeführt. Ausserdem wurde die Intensität des roten, grünen und blauen Lichtes unter Anwendung der auf S. 15 genannten Lichtfilter gemessen, teils draussen auf freiem Felde (Degerö Stormyr-Moor), teils im geschlossenen Bestand. Die Messungsergebnisse sind in Tab. 6 zusammengestellt (alle Werte stellen Durchschnitte von 100 Beobachtungen dar).

Tabelle 6.

Lichtmessung in moosreichem Nadelmischwald, »Brända holmen«, Versuchspark Kulbäcksliden, Degerfors.

	Heiterer Himmel				Bewölkter Himmel			
	Total	Rot	Grün	Blau	Total	Rot	Grün	Blau
Freies Feld								
Galvanometerausschlag[1]	97 000	17 650	14 650	4 250	25 000	4 000	3 750	1 020
Relativer Galvanometerausschlag	100	18,2	15,1	4,4	100	16,0	15,0	4,1
Geschlossener Bestand								
Galvanometerausschlag[1]	10 700	1 670	1 760	480	3 250	520	530	130
Relativer Galvanometerausschlag	100	15,6	16,5	4,5	100	16,1	16,2	3,9
% der betreffenden Lichtqualität auf freiem Felde	*11,0*	*9,5*	*12,0*	*11,3*	*13,0*	*13,0*	*14,1*	*12,7*

Aus Tab. 6 geht unter anderem hervor, dass die relative Stärke des Lichtes im geschlossenen Bestand bei trübem Wetter grösser war als bei klarem Himmel. Bei heiterem Himmel ist der Anteil des grünen Lichtes im geschlossenen Bestand etwas grösser als im Freien; bei bewölktem Himmel ist die Qualität des Tageslichts in beiden Fällen ungefähr die gleiche. Die Filtrierung durch die Nadelmasse dürfte daher kaum in höherem Grade die Lichtqualität beeinflussen (vgl. KNUCHEL 1914); seine Veränderung bei heiterem Himmel dürfte zum grössten Teil auf der Verschiebung in den Proportionen zwischen direkter Sonnenstrahlung und Himmelslicht beruhen.

In Tab. 7 wird die Entwicklung einiger typischen Kiefern- und Fichtenbäumchen sowie die Frequenz der Mykorrhiza bei ihnen und an losen Wurzeln älterer Fichten veranschaulicht.

Wie Tab. 7 zeigt, scheint die Mykorrhizabildung etwas schlechter zu sein, als in dem alten Fichtenwald auf Storliden (S. 28). Trotz der besseren Beschaffenheit des Bodens auf »Brända holmen« (HESSELMAN 1937) ist das jedoch, wie später gezeigt werden soll, auf Grund der grösseren Dichtigkeit des Bestandes, ganz natürlich. Die Mykorrhizabildung an Wurzeln älterer Fichten scheint indessen auf »Brända holmen« etwas günstiger zu sein als auf Storliden.

Was **Aussehen und Bau der Mykorrhiza** betrifft, so scheint volle Übereinstimmung mit den Verhältnissen in dem früher beschriebenen Fichtenwald auf Storliden zu herrschen. Bemerkenswert ist die Häufigkeit der *Dn*-Mykorrhiza. Übrigens hat von diesem Platz HATCH (1934) zum erstenmal das schwarze *M. R. nigrostrigosum* isoliert, das die Mykorrhiza vom Typ *Dn* bildet. Dieser Mykorrhizatyp scheint hauptsächlich bei schlecht entwickelten

[1] Im weissen Licht gibt der Wert die Lichtstärke in Lux an.

Tabelle 7.

Die Mykorrhizaentwicklung in moosreichem Nadelmischwald, »Brända holmen«, Versuchspark Kulbäcksliden, Degerfors.

Nr.	Alter in Jahren	Höhe in cm	Jahrestriebe in mm			Vorjahrsnadeln in mm	Wurzeln in cm	Myk. *A* u. *B*		Myk. *C*		Myk. *Da*		Myk. *Dn*		Pseudomyk.	
			1934	1935	1936			Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%
								Kiefer									
1	8	16	18	25	26	33	52	24	30	4	5	4	5	3	4	45	56
2	9	23	26	28	31	34	60	32	25	—	—	8	6	16	12	72	57
3	14	33	40	42	32	33	68	29	27	—	—	14	13	16	15	48	45
4	17	34	32	44	43	32	100	55	29	9	5	17	9	14	7	92	50
5	23	42	24	31	35	30	150	58	22	—	—	19	7	28	11	156	60
								Fichte									
6	8	14	13	21	21	7	63	42	29	—	—	9	6	12	8	86	57
7	11	23	17	22	42	9	71	29	28	—	—	8	8	10	10	56	54
8	18	27	21	30	35	9	120	41	25	—	—	7	4	23	14	92	57
9	25	26	12	17	20	8	140	32	21	—	—	10	6	38	24	77	49
10	26	30	15	34	25	8	160	22	13	—	—	11	6	48	28	92	53
1—2jährige Wurzeln älterer Fichten							1 580	1 088	22	—	—	377	8	625	13	2 761	57

Pflanzen aufzutreten. Gleichzeitig zeigten HESSELMANS Humusanalysen von »Brända holmen« sowie das kräftige Wachstum der Bäume, dass die Bodenbeschaffenheit hier relativ günstig ist. Die Mykorrhiza *Dn* scheint an solchen Kiefern- und Fichtenbäumchen besonders üppig zu sein, die stark beschattet werden. Sie trat auch in Menge auf in gewissen beschatteten (auch ziemlich gut ernährten) Kulturen (Tab. 33, S. 118—119), aber nicht (in derselben Erde) bei gutem Licht (vgl. Tab. 27, S. 96—97). Ihr Auftreten hat demnach wahrscheinlich nichts zu tun mit niedriger Bodentemperatur oder besonders schlechten Nahrungsverhältnissen im Boden (vgl. LINDQUIST 1937, S. 297, 312—314), dürfte im Gegenteil lediglich eine ziemlich grosse Dichtigkeit des Bestandes anzeigen.

5. Moosreicher Nadelmischwald vom reinen *Hylocomium*-Typ, Danderyd, Provinz Uppland. Okt. 1940.

Diese Waldgesellschaft (Fig. 10) liegt auf ziemlich steinigem Moränenboden und kann als besonders repräsentativ für mittelschwedische Nadelmischwälder angesehen werden (vgl. HESSELMAN 1926, S. 221 und ALMQUIST 1929, S. 309, 311—312). Der Boden wird von einem typischen, zähen und filzartigen Rohhumus (3—5 cm mächtig) mit darunterliegender

Fig. 10. Moosreicher Nadelmischwald vom reinen *Hylocomium*-Typ, Danderyd, Provinz Uppland.

Braunerde, untermischt mit Sand, bedeckt. p_H in der F-Schicht 4,2, in der H-Schicht 3,9. Chemische Analyse s. Fig. 17.

Die Bodenvegetation besteht so gut wie ausschliesslich aus Moosen, vor allem *Hylocomium proliferum*, wie aus den Vegetationsanalysen einiger Probeflächen hervorgeht, wo Wurzeln älterer Fichten untersucht wurden (Tab. 8).

Tabelle 8.

Vegetationsanalyse aus moosreichem Nadelmischwald, Danderyd. Probeflächen 2 × 2 m. 21.10. 1940.

	1	2	3	4	5
Feldschicht:					
Vaccinium Myrtillus	+	—	1	—	—
» *Vitis-idaea*	+	+	+	—	—
Deschampsia flexuosa	—	+	+	—	—
Luzula pilosa	+	—	1	—	—
Picea Abies, Jungpflanzen	1	2	3	2	2
Quercus Robur, Jungpflanzen	+	—	+	—	—
Sorbus aucuparia, Jungpflanzen	1	—	1	+	—
Bodenschicht:					
Ctenium crista castrensis	+	1	1	+	+
Dicranum rugosum	2	1	1	1	1
Hylocomium proliferum	4	5	4	5	5
Pleurozium Schreberi	+	1	+	+	1

Von höheren Bodenpilzen wurden folgende angetroffen (Okt. 1940): *Clitocybe infundibuliformis*, *Cantharellus aurantiacus*, *Cortinarius* sp., *Paxillus involutus* und *Russula fragilis*.

Der Bestand umfasst Fichten mit einzelnen älteren Kiefern. Die Dichtigkeit ist in der Regel gross. Eine Messung der Lichtstärke am 21.9. 1940 (12^h—13^h, bei klarem Himmel, 200 Messungen mit einem Galvanometer) ergab den Wert 16 % des Lichtes im Freien. Der Nachwuchs besteht bloss aus Fichten, die vor allem auf vermoderten Stämmen in grösseren Lichtungen des Bestandes wachsen.

Die Entwicklung der Mykorrhiza an den untersuchten Wurzelproben wird in umstehender Tab. 9 gezeigt.

Die Mykorrhiza ist also bei älteren Bäumen nicht besonders gut entwickelt. Die am allgemeinsten vorkommende *A*-Mykorrhizaform ist hellbraun und mit grauweissen Hyphen versehen, die vom Mantel ausstrahlen und oft Stränge bilden (vgl. BJÖRKMAN 1937, Fig. 40). Ziemlich reichlich

Tabelle 9.

Die Mykorrhizaentwicklung älterer Fichten in moosreichem Nadelmischwald, Danderyd.

Untersuchte Langwurzeln in cm	Myk. *A* u. *B*		Myk. *C*		Myk. *Da*		Myk. *Dn*		Pseudomyk.	
	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%
1 530	1 755	38	188	4	139	3	231	5	2 307	50

Fig. 11. Gut ausgebildete *C*-Mykorrhiza. 10fache Vergr. — Kiefer. Moosreicher Nadelmischwald, Danderyd, Provinz Uppland.

tritt auch eine mehr dunkelbraune Form mit glattem Mantel, ohne ausstrahlende Hyphen auf. Die »safrangelbe Mykorrhiza« kommt ebenfalls recht allgemein vor.

Bei jüngeren Pflanzen, die nicht auf vermoderten Bäumen wachsen, kann die Mykorrhizabildung bisweilen sehr gut sein (bis zu 60—70 % der Kurzwurzeln können zu echten Mykorrhizen umgebildet sein). Besonders in dünnen Rohhumusdecken auf Felsboden scheint vor allem die Entwicklung der *C*-Mykorrhiza stark begünstigt zu werden (Fig. 11). In dem Teil der Humusdecke, der dem Felsboden am nächsten liegt, können streng genommen alle Kurzwurzeln zu *C*-Mykorrhiza umgebildet sein (vgl. MELIN 1923, Fig. 3).

D-Mykorrhizen und Pseudomykorrhizen sind vom gewöhnlichen Typ.

6. Moosreicher Nadelmischwald vom *Dryopteris*-Typ, Högsvartberget, Versuchspark Svartberget, Degerfors, Provinz Västerbotten (vgl. Hesselman 1937). Juli 1937.

Der Untergrund wird von Moräne gebildet; der Bodenprofiltyp ist Eisenpodsol oder Eisenhumuspodsol. Die Bleicherde ist etwa 10 cm dick und geht kaum merklich in die Orterde über. Die Humusdecke ist ziemlich locker, mit einer von der F-Schicht (2—3 cm, p_H 4,6) deutlich unterscheidbaren H-Schicht (4—5 cm, p_H 4,3).

Die Zusammensetzung der Bodenvegetation wurde nicht aufgezeichnet; ausführliche Vegetationsanalysen finden sich bei Hesselman (1937, S. 553). Es sei jedoch erwähnt, dass von höheren Bodenpilzen *Cantharellus cibarius, Lactarius vietus* und *Russula fragilis* gefunden wurden.

Der Bestand setzt sich hauptsächlich aus Fichten zusammen, ziemlich stark mit Kiefern und Birken gemischt. Eine Messung der Lichtstärke bei wolkenlosem Himmel (17.7. 1938, 10^h—11^h, Mittelwert aus 200 Messungen) ergab 20 % der Lichtstärke im Freien. Eine entspechende Messung bei bewölktem Himmel (22.8. 1938, 14^h—15^h) ergab 24 %. Der Nachwuchs ist unbedeutend und besteht meist aus Fichten auf gestürzten, vermoderten Stämmen. Nur die Wurzeln älterer Fichten wurden in Hinsicht auf die Ausbildung der Mykorrhiza geprüft (Tab. 10).

Tabelle 10.

Die Mykorrhizaentwicklung älterer Fichten in moosreichem Nadelmischwald, Högsvartberget, Versuchspark Svartberget, Degerfors.

Untersuchte Langwurzeln in cm	Myk. *A* u. *B*		Myk. *C*		Myk. *Da*		Myk. *Dn*		Pseudomyk.	
	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%
1 820	992	20	—	—	392	8	324	7	3 231	65

Typen und Entwicklungsformen der auftretenden Mykorrhizen sind im grossen ganzen die gleichen wie in dem alten Fichtenwald auf Storliden (S. 25), und dieselbe Erfahrung wurde auch in anderen untersuchten Wäldern vom selben Typ gemacht (Malmströms *Dryopteris*-Typ). Der Unterschied, den Waldtypenforscher zwischen moosreichen Wäldern vom *Vaccinium*-Typ und solchen vom *Dryopteris*-Typ machen, scheint sich in der Entwicklung der Mykorrhiza kaum abzuspiegeln.

7. Moosreicher Fichtenwald vom *Geranium*-Typ, Flakatjälen, Versuchspark Kulbäcksliden, Degerfors, Provinz Västerbotten (vgl. Hesselman 1926). Juli 1937.

Der Bestand liegt auf abfallendem Boden und bekommt von höher belegenen Partien reichlich Wasser. Es zeigt sich keine typische Pod-

solierung; der Bodenprofiltyp ist meistens Braunerde. Die eigentliche Humusdecke ist dick und locker (F-Schicht 3—5 cm, p_H 5,1; H-Schicht 5—7 cm, p_H 4,6), mehr oder minder mullartig und geht ohne scharfe Grenze in die darunterliegende Schicht über.

Die Zusammensetzung der Bodenvegetation in kleineren Lichtungen mit untersuchten Jungfichten wird durch HESSELMANS (1926, S. 463, 468, Tab. 85) Standortsbeschreibungen veranschaulicht. Von höheren Bodenpilzen wurden folgende gefunden (Sommer 1938): *Boletus scaber, Clitocybe claviceps, Collybia dryophila, Cortinarius armillatus, C. camphoratus, C. cinnamomeus, C. delibutus, C. elatior, C. erythrinus, C. incisus, C. pholideus, C. rigens* und *C. semisanguineus, Entoloma* sp., *Laccaria laccata, Lactarius vietus, Lepiota amianthina, Lycoperdon gemmatum, Mycena lactea, Otidea onotica, Pholiota caperata, Russula fragilis* und *R. paludosa.* In der Humusdecke kommen weiterhin lichtgelbe Sklerotien des Typs, der früher beschrieben wurde (BJÖRKMAN 1941, Fig. 18), besonders häufig vor.

Die Mykorrhizaentwicklung einiger 1- und 2jähriger Wurzeln älterer Fichten geht aus nebenstehender Tab. 11 hervor.

Die Mykorrhizabildung bei einigen Fichtenpflanzen auf gestürzten, stark vermoderten Bäumen (vom »Nekrotisierungsgrad« 5—6 nach SERNANDER 1936) soll an nebenstehenden Beispielen dargelegt werden (Tab. 12).

Aussehen und Bau der Mykorrhiza. Die gewöhnlichste Mykorrhizaform ist hellbraun und mit einem 10—20 µ dicken Mantel versehen, ohne ausstrahlende Hyphen oder Hyphenstränge. Im geschlossenen Bestand schien diese Mykorrhizaform schlechter entwickelt zu sein als in Lichtungen und war sehr oft als *B*-Mykorrhiza ausgebildet. Der Mantel ist oft sehr dünn und kann manchmal gänzlich fehlen; statt dessen können die Mykorrhizen mit einem dünnen, schütteren Hyphennetz von grauweisser Farbe überzogen sein. Diese Mykorrhizaform ist sehr häufig unverzweigt. Es kommen aber ausserdem auch *A*-Mykorrhizen mit graugelbem, dickem (20—30 µ) Mantel mit ausstrahlenden Hyphen, aber ohne Hyphenstränge vor, sowie Mykorrhizen mit mehr weissgelbem, dünnem (10—15 µ) Mantel mit ausstrahlenden Hyphen und Hyphensträngen. Diese letztgenannte Form findet sich sehr oft an Langwurzeln. Die »safrangelbe Mykorrhiza« (Fig. 12) mit ziemlich dünnem (5—15 µ) Mantel und kräftig ausstrahlenden Hyphensträngen ist auch sehr gewöhnlich.

Mykorrhizen vom Typ *Da* und *Dn* bieten das normale Bild, und das gleiche gilt auch von den Pseudomykorrhizen,

Über die Ausbildung der Mykorrhiza bei Fichtenpflänzchen auf vermoderten Stämmen ist keine nähere Untersuchung angestellt worden. Es scheint sich so zu verhalten, dass die Ausbildung der Mykorrhiza bei solchen Pflanzen in hohem Grade von dem Vermoderungszustand des gestürzten Baumes abhängig ist (vgl. ARNBORG 1942, S. 74). In Übereinstimmung mit MORK (1927) kann jedoch hervorgehoben werden, dass die Mykorrhizabildung auf umgefallenen Baumstämmen in der Regel ziemlich kräftig ist. Die gewöhnlichste Mykorrhizaform ist ziemlich dick, dunkelbraun, mit glattem Mantel versehen, am ehesten noch ähnlich der in Fig. 14 abgebildeten Form.

Tabelle 11.

Die Mykorrhizaentwicklung älterer Fichten in moosreichem Fichtenwald, Flakatjälen, Versuchspark Kulbäcksliden, Degerfors.

Untersuchte Langwurzeln in cm	Myk. *A* u. *B*		Myk. *C*		Myk. *Da*		Myk. *Dn*		Pseudomyk.	
	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%
2 026	2 384	44	—	—	320	6	582	11	2 120	39

Tabelle 12.

Die Mykorrhizaentwicklung jüngerer Fichten auf vermoderten Bäumen in moosreichem Fichtenwald, Flakatjälen, Versuchspark Kulbäcksliden, Degerfors.

Nr.	Alter in Jahren	Höhe in cm	Jahrestriebe in mm			Vorjahrsnadeln in mm	Wurzeln in cm	Myk. *A* u. *B*		Myk. *C*		Myk. *Da*		Myk. *Dn*		Pseudomyk.	
			1935	1936	1937			Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%
1	6	11	10	15	15	7	50	48	55	—	—	6	7	4	5	29	33
2	11	20	18	23	32	8	70	70	70	—	—	3	3	3	3	24	24
3	14	23	11	11	15	6	80	54	53	—	—	6	6	5	5	37	36

Fig. 12. *A*-Mykorrhizen mit safrangelben Hyphen und Hyphensträngen, die teilweise auch Pseudomykorrhizen und Langwurzeln umspinnen. 10fache Vergr. — Fichte. Moosreicher Fichtenwald, Flakatjälen, Versuchspark Kulbäcksliden, Provinz Västerbotten.

8. Fichtensumpfwald, Fredriksfors, Bygdeå, Provinz Västerbotten. Aug. 1940.

Die Humusdecke besteht aus Torf, der in Mull übergeht (vgl. Tamm 1940, S. 107) und 10—20 cm dick ist. p_H etwa 4,5. Obendrauf liegt eine oft mächtige (bis 10 cm) Förnaschicht, hauptsächlich aus *Sphagnum*-Resten bestehend.

Das Untersuchungsgebiet ist ein alter Torfboden, der 1909 drainiert wurde. Das Ergebnis dieser Massnahme war besonders glücklich, denn heute ist das ganze Gebiet mit gutwüchsigen Nadelbäumen bewaldet, vor allem Fichten, mit *Sphagna* und *Polytricha* in der Bodenschicht. In grösseren Lichtungen des Bestandes treten Jungpflanzen reichlich auf, weiterhin Birke und *Salix*-Arten und eine oft reiche Kräutervegetation. (In dieser Untersuchungslokalität wurde keine Messung der Lichtstärke vorgenommen.) In dem geschlossenen Bestand kommen auch einzelne, ziemlich gutwüchsige Jungfichten vor, da-

Tabelle 13.

Die Mykorrhizaentwicklung in Fichtensumpfwald, Fredriksfors, Bygdeå.

Nr.	Alter in Jahren	Höhe in cm	Jahrestriebe in mm			Vorjahrs-nadeln in cm	Wurzeln in cm	Myk. *A* u. *B*		Myk. *C*		Myk. *Da*		Myk. *Dn*		Pseudomyk.	
			1938	1939	1940			Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%
Geschlossener Bestand																	
1	6	15	12	15	20	10	28	19	42	—	—	2	4	11	24	13	30
2	6	13	9	10	13	6	27	20	29	—	—	10	14	17	25	22	32
3	7	12	10	10	20	9	32	28	42	—	—	5	8	13	20	20	30
4	8	13	8	11	11	8	51	49	52	—	—	—	—	11	12	34	36
5	9	16	20	25	30	9	50	26	27	—	—	11	12	16	17	42	44
6	10	18	10	11	14	9	58	54	31	—	—	18	10	25	14	78	45
7	12	21	14	19	21	9	64	49	30	—	—	18	11	25	15	71	44
1—2jährige Wurzeln älterer Fichten							1 762	2 060	40	—	—	154	3	464	9	2 472	48
Grössere Lichtungen																	
8	7	23	18	36	31	11	62	47	46	—	—	—	—	8	8	48	46
9	8	26	27	21	26	12	71	236	70	—	—	9	3	6	2	85	25
10	10	31	28	33	50	11	140	78	61	—	—	6	5	12	9	32	25
11	14	35	21	37	45	10	150	84	49	—	—	—	—	10	6	76	45
12	17	40	23	32	36	11	160	136	45	—	—	10	3	14	5	144	47
1—2jährige Wurzeln älterer Fichten							1 560	2 008	43	—	—	140	3	373	8	2 137	46

gegen ist die Kräuterflora im grossen ganzen verschwunden. Die Feldschicht besteht hauptsächlich aus *Vaccinium Myrtillus* und *Rubus Chamaemorus*.

Die Zusammensetzung der Bodenvegetation geht hervor aus MALMSTRÖMS (1926, S. 62) Beschreibung des kräuterreichen Untertyps von Fichtenwäldern mit *Sphagnum Russowii* oder *S. Girgensohnii* und *Polytrichum commune*.

Die feineren Wurzeln der Bäume breiten sich vor allem in der Förnaschicht aus, und hier ist auch die Mykorrhizafrequenz am grössten. In den mehr oder weniger vermoderten *Sphagnum*-Resten tritt auch eine Vielfalt verschiedenster Pilzmyzelien besonders reichlich auf. Ein gelbweisses Myzel und ein kreideweisses sind recht häufig; beide konzentrieren sich rund um feinere Wurzelverzweigungen und sind wahrscheinlich an der Bildung der charakteristischen Mykorrhiza, von der sie ausstrahlen, beteiligt. Das safrangelbe Myzel, das, wie früher erwähnt, die »safrangelbe Mykorrhiza« bildet, ist sehr allgemein und konzentriert sich ebenfalls vor allem um die feineren Wurzelverzweigungen. Im oberen Teil der Humusdecke trifft man öfters die früher erwähnten hellgelben oder orangefarbenen Sklerotien an, die übrigens oft in Rohhumus und bisweilen auch in Torf vorkommen.

Äusseres Bild der untersuchten Fichtenpflanzen und die Mykorrhizabildung sowie die Mykorrhizafrequenz an einigen Wurzeln älterer Bäume gehen aus umstehender Tab. 13 hervor.

Aus Tab. 13 zeigt sich unter anderem, dass sowohl die Pflanzenentwicklung wie auch die Mykorrhizabildung in den offenen Partien günstiger war als im geschlossenen Bestand (54 bzw. 36 % *A*- und *B*-Mykorrhizen). Den grössten Unterschied in der Mykorrhizafrequenz zeigt die Mykorrhiza *Dn*, die im Durchschnitt auf offenen Partien bloss bis zu 6 % vorkommt, im geschlossenen Bestand dagegen bis zu 18 %. Im allgemeinen sitzen die Kurzwurzeln sehr dicht; jedoch kommen grosse Variationen vor.

Aussehen und Bau der Mykorrhiza. Die auftretenden *A*-Mykorrhizen sind im grossen ganzen von derselben Art wie die früher beschriebenen aus moosreichem Fichtenwald von Lokalität 7 mit einer mehr oder minder mullartigen Humusdecke. So kommen *A*-Mykorrhizen sowohl mit glattem, dunkelbraunem, ziemlich dickem Mantel vor, wie auch mit lockerem und hellerem, wovon Hyphen und Hyphenstränge von grauweisser Farbe ausstrahlen. Auch die »safrangelbe Mykorrhiza« ist recht häufig.

C-Mykorrhiza wurde nicht beobachtet.

D-Mykorrhiza ist kräftig ausgebildet. Mykorrhiza *Da* wurde oft an der Basis von im übrigen normalen *A*- oder *B*-Mykorrhizen beobachtet, ebenso deren Formen mit dem dicksten Mantel. Bisweilen kann eine derartige Mykorrhiza in der Mitte gleichsam abgeschnürt sein, wo *M. R. atrovirens* einen schwarzen Überzug gebildet hat.

Auch in einer Anzahl anderer Waldgesellschaften von Sumpfwaldtyp (vgl. MALMSTRÖM 1926) wurde die Ausbildung der Mykorrhiza untersucht. Aus Platzmangel können diese Studien hier nicht aufgenommen werden. Es sei jedoch erwähnt, dass sich die Mykorrhizabildung mit zunehmender Bodenfeuchtigkeit zu verschlechtern scheint. Bei Fichtenpflänzchen kann so oft, im Vergleich mit den Verhältnissen bei Pflanzen auf mehr trockenen Flecken, eine deutliche Abnahme der Mykorrhizabildung beobachtet werden. So besteht die vorherrschende *A*-Mykorrhizaform aus dunkelbraunen Mykorrhizen mit sehr dünnem Mantel, und die Grenze zwischen echter Mykorrhiza und Pseudomykorrhiza lässt sich oft nur schwer ziehen. Das gilt in noch höherem Grade von sehr feuchten Sumpfwäldern, wo echte Mykorrhizen übrigens manchmal gänzlich fehlen. — Die Langwurzeln haben eine beachtliche Länge, sind aber für gewöhnlich nur unbedeutend verzweigt, und die Kurzwurzeln sitzen in der Regel sehr schütter.

9. Kräuterreicher Eichenmischwald, Fredrikslund, Alsike, Provinz Uppland. Sept. 1938.

Die betreffende Waldgesellschaft ist nahe dem See Mälaren unterhalb des Hügelzuges »Uppsalaåsen« belegen. In den charakteristischen Laubwaldbestand mit Eichen und Haseln sind von dem oberhalb befindlichen, nadelwaldbekleideten Hügelzug einzelne Fichten eingewandert. Die Humusform ist typischer Mull von grosser Mächtigkeit. p_H 5,5—5,8. Chemische Analyse s. Fig. 17.

Die einfallende Lichtmenge wechselt stark mit den Jahreszeiten, was auf der entsprechenden Entwicklung des Laubes beruht (irgendeine Lichtmessung ist nicht vorgenommen worden). Die Zusammensetzung der Bodenvegetation auf einigen Probeflächen rund um untersuchte jüngere Fichten geht aus umstehender Tab. 14 hervor.

Die angetroffenen Moose und Pilze wurden nicht bestimmt; sie waren jedenfalls nicht zahlreich.

Die Häufigkeit der Mykorrhiza und ihre Verteilung an den untersuchten Fichtenwurzeln zeigt sich in umstehender Tab. 15.

Wie sich aus Tab. 15 ergibt, scheint die Mykorrhiza nicht besonders zahlreich zu sein. Die Frequenz ist jedoch an den verschiedenen Wurzelteilen sehr ungleichmässig. Oft sind die Langwurzelspitzen von Mykorrhizapilzen infiziert, wobei sich ein manchmal dicker, hellgrauer Mantel bilden kann (vgl. BJÖRKMAN 1940, Fig. 13). Mykorrhizen von dem Typ, der in derselben Arbeit in Fig. 9 abgebildet ist, mit lockerem, etwas dünnerem Mantel, kommen ebenfalls vor, wenn auch seltener.

D-Mykorrhizen scheinen nur spärlich aufzutreten.

Die Pseudomykorrhizen sitzen in der Regel recht dicht. Sie sind dünn und zeigen gewöhnlich keine Wurzelhaare.

Tabelle 14.

Vegetationsanalyse aus kräuterreichem Eichenmischwald, Fredrikslund, Alsike. Probeflächen 4 × 4 m. 16.9. 1938.

	1	2	3	4	5
Feldschicht:					
Athyrium Filix-femina	—	1	+	2	—
Pteridium aquilinum	—	2	1	1	—
Anemone Hepatica	2	1	+	+	2
» *nemorosa*	3	4	3	2	3
Fragaria vesca	+	+	—	1	+
Gagea lutea	1	+	—	1	—
Geranium silvaticum	2	1	—	—	+
Lathraea squamaria	—	—	—	1	+
Oxalis Acetocella	1	1	1	—	+
Pulmonaria officinalis	1	—	+	—	—
Ranunculus repens	1	+	+	—	—
Trientalis europaea	1	1	+	+	—
Urtica dioeca	+	1	—	+	—
Corylus Avellana, Jungpflanzen	—	—	—	2	1
Fraxinus excelsior, »	1	+	1	—	—
Picea Abies, Jungpflanzen	2	1	2	1	+
Quercus Robur, Jungpflanzen	1	+	—	—	+

Tabelle 15.

Die Mykorrhizaentwicklung jüngerer Fichten in kräuterreichem Eichenmischwald, Fredrikslund, Alsike.

Untersuchte Langwurzeln in cm	Myk. *A* u. *B*		Myk. *C*		Myk. *Da*		Myk. *Dn*		Pseudomyk.	
	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%
920	576	24	—	–	49	2	70	3	1 707	71

10. Kräuterreicher Buchenwald mit Fichtennachwuchs, Maltesholm, Provinz Skåne. Dez. 1938 und Juni 1939.

Die untersuchte Waldgesellschaft findet sich auf einem der ausgeprägtesten Mullböden, die sich im Buchenwaldgebiet Schwedens antreffen lassen. Die Humusform ist typischer Mull mit Krümelstruktur, der ohne scharfe Grenze in die darunterliegende braune oder schwarze

Tabelle 16.

Vegetationsanalyse aus kräuterreichem Buchenwald mit Fichtennachwuchs, Maltesholm. Probeflächen 4 × 4 m. 17.6. 1939.

	1	2	3	4	5
Feldschicht:					
Actaea spicata	2	—	—	1	1
Aegopodium Podagraria	1	3	2	1	+
Allium ursinum	2	1	1	3	3
Anemone nemorosa	—	1	+	—	—
Cardamine bulbifera	—	1	+	+	+
Circaea alpina	—	1	+	—	—
Galium Aparine	—	1	1	—	—
» *odoratum*	1	2	+	—	—
Lactuca muralis	1	2	+	+	1
Lamium Galeobdolon	1	2	1	2	—
Lunaria rediviva	1	2	—	—	—
Mercurialis perennis	2	3	1	1	—
Neottia Nidus-avis	—	—	+	—	—
Oxalis Acetocella	1	3	1	2	+
Sanicula europaea	+	—	2	—	+
Stachys silvatica	—	2	+	1	1
Stellaria nemorum	+	1	1	1	—
Urtica dioeca	+	—	+	—	—
Melica nutans	+	1	+	+	+
Poa nemoralis	+	+	1	+	—
Acer platanoides, Jungpflanzen	—	—	—	1	+
Fagus silvatica, »	—	—	—	2	2
Fraxinus excelsior, »	—	1	—	1	+
Picea Abies, »	1	1	1	2	2
Tilia cordata, »	—	—	+	+	—

Braunerde übergeht. p_H in der obersten Schicht des Bodens 5,4, in einer Tiefe von 3 bis 4 cm 5,6. Chemische Analyse s. Fig. 17.

Da der betreffende Buchenbestand stark gelichtet wurde, ist die Bodenvegetation ausserordentlich üppig (Fig. 13). Fichtenbäumchen sind in hohem Ausmasse aus einer anliegenden Fichtenpflanzung eingewandert. Die Mykorrhizaentwicklung in dieser Waldgesellschaft ist an einer Anzahl jüngerer Fichten untersucht worden. Die Zusammensetzung der Bodenvegetation in

Fig. 13. Kräuterreicher Buchenwald. Im Vordergrund Massenauftreten von *Allium ursinum*. — Maltesholm, Provinz Skåne.

dieser Waldgesellschaft rund um solche untersuchte Fichten geht aus Tab. 16 hervor. Moose, Flechten und Pilze spielen eine sehr untergeordnete Rolle in der Bodenvegetation und wurden nicht verzeichnet.

Die Entwicklung der Fichtenpflänzchen und ihrer Mykorrhiza wird in nebenstehender Tab. 17 dargestellt.

Aussehen und Bau der Mykorrhiza. Die gewöhnlichste Mykorrhizaform ist dunkelbraun und hat meist einen dicken Mantel (15—35 μ) mit in der Regel glatter Oberfläche (Fig. 14). Bei vorsichtigem Herauspräparieren kann man jedoch feststellen, dass feine Hyphen reichlich in die Umgebung ausstrahlen. Diese Mykorrhizaform stimmt im grossen ganzen mit der überein, die in Fig. 42 bei BJÖRKMAN 1937 abgebildet ist. Der Mantel scheint besonders kompakt und spröde zu sein. Das HARTIGsche Netz ist dünn (3—4 μ) und verschmälert sich nach dem Zentralzylinder zu (Fig. 15). Die Ausbildung der Mykorrhiza scheint grossen lokalen Unterschieden unterworfen zu sein, was möglicherweise auf der wechselnden Häufigkeit der Pilze in diesem Boden beruht. So können etwa bei gewissen Bäumchen sämtliche Kurzwurzeln zu kräftigen Mykorrhizen umgebildet sein (vgl. Nr. 4 und 5 in Tab. 17), während die Mykorrhiza in anderen Fällen auf anscheinend gleichem Boden sehr schwach entwickelt ist oder sogar fehlen kann.

Tabelle 17.

Die Mykorrhizaentwicklung jüngerer Fichten in kräuterreichem Buchenwald, Maltesholm.

Nr.	Probefläche Nr.	Alter in Jahren	Höhe in cm	Jahrestriebe in mm			Vorjahrsnadeln in mm	Wurzeln in cm	Myk. *A* u. *B*		Myk. *C*		Myk. *Da*		Myk. *Dn*		Pseudomyk.	
				1936	1937	1938			Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%
1	3	5	20	40	42	46	12	60	52	58	—	—	2	2	6	7	29	33
2	1	6	18	20	30	28	11	76	21	23	—	—	4	4	7	8	59	65
3	2	7	19	24	32	28	11	86	41	32	—	—	3	2	5	4	79	62
4	5	7	19	34	35	30	11	127	207	79	—	—	—	—	3	1	54	20
5	4	8	23	33	45	43	13	92	140	96	—	—	—	—	—	—	6	4

Tabelle 18.

Die Mykorrhizaentwicklung jüngerer Fichten in kräuterreichem Buchenwald, Tönnersjöheden, Breared.

Nr.	Alter in Jahren	Höhe in cm	Jahrestriebe in mm			Vorjahrsnadeln in mm	Wurzeln in cm	Myk. *A* u. *B*		Myk. *C*		Myk. *Da*		Myk. *Dn*		Pseudomyk.	
			1936	1937	1938			Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%
1	3	26	8	11	15	10	21	18	45	—	—	—	—	3	8	19	47
2	4	50	10	18	22	12	25	18	51	—	—	—	—	—	—	17	49
3	4	70	24	25	42	15	30	30	61	—	—	—	—	—	—	19	39
4	6	210	24	26	29	14	54	36	54	—	—	—	—	3	9	25	37
5	9	280	21	25	29	13	63	33	50	—	—	—	—	6	9	27	41

Fig. 14. A-Mykorrhizen mit dunkelbraunem, dickem, gleichmässigem, leicht entzweibrechendem Mantel, da und dort mit ausstrahlenden, feinen Hyphen. 10fache Vergr. — Fichte. Kräuterreicher Buchenwald, Maltesholm, Provinz Skåne.

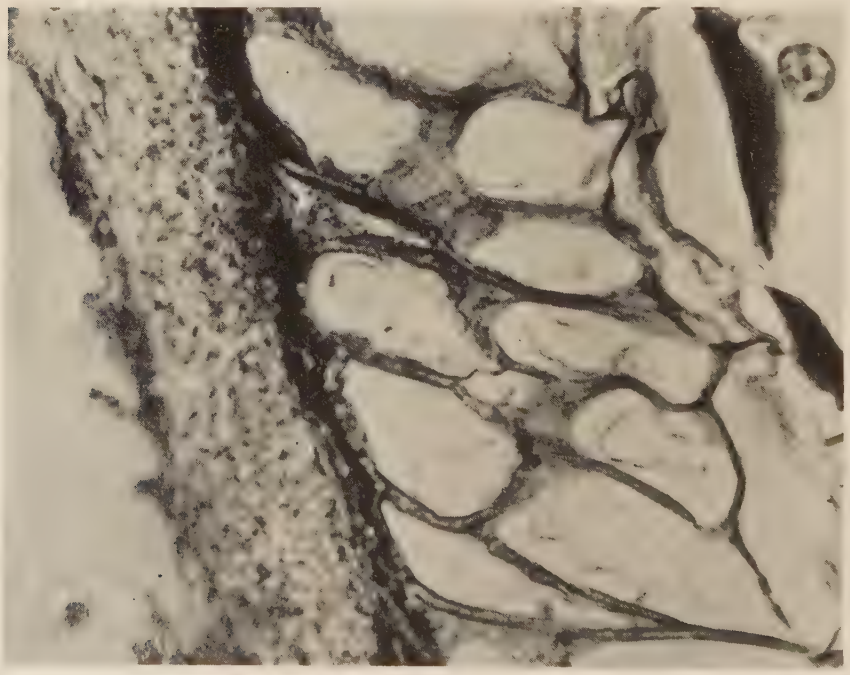


Fig. 15. Längsschnitt durch eine typische *A*-Mykorrhiza (vgl. Fig. 14). Von dem etwa 30 µ dicken Mantel geht nach innen ein dünner werdendes HARTIGsches Netz zwischen den Rindenzellen ein. 650fache Vergr. — Fichte. Kräuterreicher Buchenwald mit eingewanderten Fichten, Maltesholm, Provinz Skåne.

11. Kräuterreicher Buchenwald mit Fichtennachwuchs, Versuchspark Tönnersjöheden, Breared, Provinz Halland (vgl. Malmström 1937). Dez. 1938.

Die Waldgesellschaft ist auf Moränenboden belegen. Das Bodenprofil zeigt zu oberst eine Schicht von Buchenlaubförna, darunter eine bis 10 cm mächtige Rohhumusschicht (»Buchenrohhumus«, p_H 3,9), schliesslich eine sehr dünne Bleicherdeschicht. Darunter folgt eine Anreicherungsschicht, die der Braunerde sehr gleicht (s. Tamm 1930).

Der Boden ist zum grössten Teil mit Buchenlaub gedeckt. Auf Grund der geringen Dichtigkeit des Bestandes tritt jedoch auch eine ziemlich reiche Kräuter- und Gräservegetation auf, besonders *Deschampsia flexuosa,* die stellenweise auffallend reichlich vorkommt. Die Zusammensetzung der Bodenvegetation geht hervor aus einer Standortsaufzeichnung (Probefläche 26) bei Malmström 1937 (S. 371, vgl. Fig. 17).

Die Entwicklung einiger in unbeschädigtem Zustand ausgehobener Jungfichten und ihre Mykorrhizabildung stellt Tab. 18 dar.

Die Mykorrhiza bei Jungfichten kommt in diesem schütteren Buchenbestand sichtlich recht reichlich vor. Sie ist auch oft sehr dick, glatt, mit mehr oder minder dunkelbraunem Hyphenmantel (vgl. Fig. 14). Die Verzweigung scheint jedoch relativ unbedeutend zu sein.

In einem nahe belegenen Buchenbestand, der nicht gelichtet wurde und wo der Boden grösstenteils keine Vegetation aufweist (ausgenommen verstreute Flecken von *Oxalis* und Moosen), sondern von Buchenlaub bedeckt wird, finden sich vereinzelte Jungfichten. Diese sind jedoch typische »Schattenformen« mit langen, schlaffen Zweigen und mehr oder weniger gelblichen Nadeln. Die Mykorrhiza ist bei diesen Fichten äusserst schwach entwickelt (Mykorrhiza *A* und *B* stellten im Durchschnitt von 6 untersuchten Pflanzen bloss 5 % der Kurzwurzeln dar). Die Mykorrhizen sind schmal und haben oft gar keinen Hyphenmantel. Einzelne kräftige Mykorrhizen des Typs, der in Fig. 14 abgebildet ist, sind jedoch mehrmals beobachtet worden. Mykorrhiza *Dn* ist verhältnismässig häufig.

Auch bei jungen Fichten, die von einem in der Nähe befindlichen Fichtenforst in den sog. »Kollabäck«-Bruch innerhalb des Versuchsparkes eingewandert sind, wurde die Mykorrhizabildung untersucht. Dieser Bruch, bewachsen mit Erlen, Birken und Buchen, zeigt recht mosaikartige Pflanzengesellschaften, vor allem auf den Feuchtigkeitsverhältnissen beruhend (s. Malmström 1937, S. 394—402). Die eingewanderten Fichtenpflänzchen

sind ausserordentlich gut entwickelt (l. c., Fig. 35), und dasselbe kann im grossen ganzen auch von ihren Mykorrhizen gesagt werden, was mit Rücksicht auf die hohe Feuchtigkeit des Bodens ziemlich bemerkenswert ist (vgl. die Mykorrhizaentwicklung in Fichtensumpfwäldern im nördlichen Schweden). Die auftretenden *A*-Mykorrhizen sind gewöhnlich reich verzweigt und haben einen ziemlich dicken, glatten, dunkelbraunen Hyphenmantel von derselben Art, wie er von Maltesholm beschrieben wurde (s. Fig. 14). *D*-Mykorrhizen sind dagegen nicht beobachtet worden.

12. Degerö Stormyr-Moor, Versuchspark Kulbäcksliden, Degerfors, Provinz Västerbotten (vgl. Malmström 1923). Juli 1936.

Was Vegetation und Aufbau dieses Moors betrifft, sei auf Malmströms oben erwähnte grosse Monographie verwiesen.

Bei der Untersuchung der Mykorrhizaausbildung ist es vor allem von Interesse gewesen, solche Bäume und Baumpflänzchen zu prüfen, die in dem grossen, baumlosen Moor »Vorposten« darstellen (vgl. Almquist 1929, S. 270). Um ein sicheres Bild über das Mykorrhizavorkommen zu erhalten, wurden bloss kleinere Pflanzen als Untersuchungsobjekte ausgewählt. Diese waren indessen meistens sehr alt und hatten ein besonders ausgedehntes Wurzelsystem, das jedoch als Ganzes aus dem Torf herauspräpariert wurde. Die untersuchten Pflanzen wuchsen alle auf Zwergstrauchmoorbülten (mit *Sphagnum fuscum* dominierend in der Bodenschicht), die an den Randpartien des Moores häufig auftreten (näheres darüber bei Malmström 1923, S.40—51).

Aussehen und Mykorrhizabildung einiger untersuchter Bäumchen geht aus nebenstehender Tab. 19 hervor.

Aussehen und Bau der Mykorrhiza. Die Kurzwurzeln sind zum überwiegenden Teil als Pseudomykorrhizen ausgebildet. Diese sind schwarzbraun, langgestreckt und für gewöhnlich unverzweigt. Vor allem in den mehr trockenen Zwergstrauchmoorgesellschaften und nahe dem Moorrande kommen jedoch manchmal meist stark verzweigte, dunkelbraune *A*-Mykorrhizen mit dünnem Mantel reichlich vor. Ektendotrophe Mykorrhizen wurden nie wahrgenommen. *C*-Mykorrhizen treten ziemlich oft bei Pflanzen in der Nähe der Randpartien des Moores auf, während *D*-Mykorrhizen, besonders vom Typ *Dn*, dagegen durchgehend selten zu sein scheinen.

13. Südliches (Södra) und nördliches (Norra) Hällmyren-Moor, Robertsfors, Provinz Västerbotten (vgl. Malmström 1935 und Björkman 1941). Juli 1939 und Aug. 1940.

Die Hällmyren-Moore sind zwei besonders nahrungsarme Moore nahe am Kamm eines niedrigen Bergrückens. Ihre Wasserzufuhr erfolgt in der Hauptsache in Form von Niederschlägen. Die beiden Moore wurden 1910 drainiert, aber diese Entwässerung führte keine Verbesserung des Baumwuchses herbei. In der Bodenvegetation wurden die ursprüng-

Tabelle 19.

Die Mykorrhizaentwicklung jüngerer Kiefern in Zwergstrauchmoor, Degerö Stormyr-Moor, Versuchspark Kulbäcksliden, Degerfors.

Nr.	Alter in Jahren	Höhe in cm	Jahrestriebe in mm			Vorjahrsnadeln in mm	Wurzeln in cm	Myk. *A* u. *B*		Myk. *C*		Myk. *Da*		Myk. *Dn*		Pseudomyk.	
			1934	1935	1936			Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%
1	13	11	12	17	16	20	140	3	4	—	—	1	1	—	—	67	95
2	15	14	21	18	18	19	160	5	9	—	—	—	—	—	—	53	91
3	16	19	20	17	16	16	190	6	6	—	—	2	2	—	—	87	92
4	18	28	31	26	17	19	250	11	7	—	—	6	4	—	—	133	89
5	19	26	10	11	18	19	220	2	3	—	—	—	—	—	—	70	97
6	24	32	15	15	16	18	240	17	18	4	4	3	3	—	—	71	75
7	27	43	32	40	34	22	300	32	21	8	6	4	3	—	—	106	70

Tabelle 21.

Die Mykorrhizaentwicklung in drei extremen Fällen (vgl. Fig. 16) auf den Mooren Södra und Norra Hällmyren.

Nr.	Alter in Jahren	Höhe in cm	Jahrestriebe in mm			Vorjahrsnadeln in mm	Wurzeln in cm	Myk. *A* u. *B*		Myk. *C*		Myk. *Da*		Myk. *Dn*		Pseudomyk.	
			1938	1939	1940			Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%
1	21	33	17	17	19	11	324	14	7	—	—	4	2	—	—	176	91
2	21	84	28	33	27	46	98	14	16	—	—	4	4	8	9	62	71
3	3	13	22	42	54	32	84	312	100	—	—	—	—	—	—	—	—

lich vorherrschenden *Scirpus caespitosus*-Gesellschaften mehr und mehr durch *Andromeda Polifolia*-Gesellschaften ersetzt.

1918 wurde eine zentrale Partie von etwa 0,3 ha auf dem südlichen (Södra) Hällmyren-Moor mit 1 000 kg Holzasche (3 300 kg/ha) aus den Öfen der Sulfitfabrik bei Robertsfors gedüngt und 1926 ein ebenfalls zentral belegener Teil von 0,16 ha auf dem nördlichen (Norra) Hällmyren-Moor mit 2 000 kg Asche (12 500 kg/ha). Der Erfolg dieser Zufuhr von Holzasche war unerhört, nicht nur, was die Bodenvegetation betrifft, sondern vor allem auch in bezug auf das Wachstum der Bäume. Während die umliegenden Vergleichspartien noch immer keinen Baumwuchs aufwiesen, entwickelte sich auf den mit Asche gedüngten Versuchsflächen ein gegenwärtig besonders kräftiger Bestand von Birken, aber auch von Kiefern und Fichten. Betreffs der auftretenden Pflanzengesellschaften sei auf MALMSTRÖM (1935) verwiesen.

Was die Ausbildung der Mykorrhiza bei Kiefer, Fichte und Birke betrifft, teils in den aschengedüngten, teils in den verschiedenen nicht gedüngten Teilen der Moore, verweise ich auf die detaillierte Darstellung, die ich schon früher gegeben habe (BJÖRKMAN 1941). Da indessen Erdproben aus dem nördlichen Hällmyren-Moor aus Gründen, die noch später besprochen werden sollen, eine wichtige Rolle bei den experimentellen Untersuchungen spielten, will ich einen kurzen Auszug aus dieser Arbeit sowie einen Vergleich zwischen einigen extremen Pflanzentypen, wie sie auf diesen Mooren vorkommen, hier anführen.

Die durchschnittliche Ausbildung der Mykorrhiza zeigt sich in Tab. 20.

Tabelle 20.

Die Mykorrhizaentwicklung 6—10jähriger Kiefern in verschiedenen Teilen der Moore Södra und Norra Hällmyren (nach BJÖRKMAN 1941).

	Myk. *A* u. *B* %	Myk. *C* %	Myk. *Da* %	Myk. *Dn* %	Pseudomyk. %
Södra Hällmyren					
Ungedüngte Partien mit *Andromeda* .	23	1	2	+	74
Mit Asche gedüngte Partien	64	—	+	—	36
Wälle aus aufgeworfener Grabenerde .	76	1	—	—	23
Norra Hällmyren					
Ungedüngte Partien mit *Andromeda* .	13	1	+	1	85
Mit Asche gedüngte Partien	34	+	2	+	64
Wälle aus aufgeworfener Grabenerde .	63	+	—	—	37

Aus nebenstehender Zusammenstellung geht hervor, dass die Mykorrhizabildung auf den unveränderten Moorpartien besonders schlecht ist, weiter, dass eine Düngung mit Asche in mässigen Mengen die Mykorrhizabildung — jedenfalls nachdem eine gewisse Zeit vergangen ist — kräftig begünstigt. Eine starke Aschenzufuhr (Norra Hällmyren) fördert die Mykorrhizabildung im Verhältnis zu der bei den Bäumchen auf den ursprünglichen Moor-Partien, aber bei weitem nicht so stark wie eine schwächere Zufuhr. Auf Wällen aus aufgeworfener Grabenerde ist die Mykorrhizabildung bei jüngeren Bäumchen oft besonders gut.

a *b* *c*

Fig. 16. Drei extreme Pflanzentypen aus den Hällmyren-Mooren, Provinz Västerbotten. *a.* 21jährige, auffallend schlechtwüchsige Kiefer (Höhe 33 cm) aus *Andromeda Polifolia*-Gesellschaft ohne Bäume. Mykorrhiza 7 %. *b.* 21jährige Kiefer (Höhe 84 cm), typische Schattenform in einem geschlossenen Birkenbestand, aufgewachsen nach Aschendüngung. Mykorrhiza 16 %. Im Vordergrund *Collybia confluens*. *c.* 3jährige, gut ausgebildete Kiefer (Höhe 13 cm) von einem Wall aus aufgeworfener Grabenerde. Mykorrhiza 100 %.

Fig. 16 a zeigt eine 21jährige Kiefer aus dem Teil des nördlichen Hällmyren-Moores, wo die Erdproben für die experimentellen Untersuchungen entnommen wurden. Die Bodenvegetation besteht vor allem aus *Andromeda Polifolia* (Deckungsgrad 5). Die betreffende Kiefer zeigt, wie aus der Figur und der folgenden Übersicht hervorgeht, eine besonders schlechte Entwicklung. Der Stamm ist knorrig, die Jahrestriebe sind sehr kurz und die Nadeln klein, hart und gelbgrün; das Wurzelsystem ist sehr ausgedehnt. Fig. 16 b zeigt anderseits eine gleich alte Kiefer aus der mit Asche gedüngten Versuchsfläche auf dem südlichen Hällmyren-Moor, die nun in der Hauptsache von einem dichten und gutwüchsigen Birkenbestand bewaldet

ist. Auf Grund der innerhalb einer ungelichteten Partie dieser Versuchsfläche starken Dichtigkeit (eine Lichtmessung, bestehend aus 200 Observationen am 3.8. 1940, 13^h—14^h im Sonnenlicht, sowie am 7.8. 1940, 12^h—13^h bei bewölktem Himmel, ergab die Werte 9 bzw. 11 % der Lichtstärke im Freien) entwickeln sich die Pflanzen, die im Wachstum zurückgeblieben sind und jetzt von Birken beschattet werden, zu typischen »Schattenformen«. Die betreffende 21jährige Kiefer (Nr. 2 in Tab. 21) ist mithin äusserst schmächtig und hochgewachsen und hat nur sehr wenige Nadeln an den Enden der im übrigen kahlen, dünnen Zweigchen. Anderseits sind die Nadeln aber relativ lang, weich und dunkelgrün. Die Jahrestriebe sind recht kurz — kürzer als in der Jugend der Pflanze, wo die Beschattung durch die schnell heranwachsenden Birken wohl kaum so stark gewesen sein dürfte. Das Wurzelsystem ist recht unbedeutend. Fig. 16 c schliesslich zeigt eine 3jährige Kiefer mit guter, »normaler« Entwicklung von einem Wall aus aufgeworfener Grabenerde auf dem südlichen Hällmyren-Moor (Nr. 3 in Tab. 21, S. 51).

Die Ausbildung der Mykorrhiza in den drei extremen Fällen, die in der Fig. 16 abgebildet sind, zeigt sich in Tab. 21, S. 51.

Die stark unterdrückte »Hungerpflanze« (vgl. Nr. 1 in Tab. 21) hat fast gar keine Mykorrhiza, in der Hauptsache wahrscheinlich wegen der mangelnden Nahrung im Boden (Sauerstoffmangel dürfte nicht in höherem Grade die Ursache dazu sein, da die Trockenlegung ebenso gut ist wie auf den in der Nähe befindlichen, mit Asche gedüngten Versuchsflächen, die gute Mykorrhizaentwicklung aufweisen, und auch das Fehlen geeigneter Bodenpilze kann nicht der Grund sein, da etwas Mykorrhiza trotz allem vorkommt). Die in Fig. 16 b abgebildete Pflanze (Nr. 2 in Tab. 21) hat ebenfalls eine sehr schlechte Mykorrhizabildung, aber die Ursache dazu ist in diesem Falle mit grösster Wahrscheinlichkeit der Mangel an Licht. Mykorrhiza *Dn* ist auch hier relativ gut entwickelt, wie so oft bei beschatteten Bäumchen. Die kräftigen Birken am selben Platz, die zum Licht hinaufreichen, zeigen alle eine in der Regel gute Mykorrhizaentwicklung (vgl. Björkman 1941, Fig. 9). Die junge Kiefer (Nr. 3 in Tab. 21) auf dem aufgeworfenen Torfwall schliesslich weist eine 100 %ige Mykorrhizabildung auf. Wie früher gezeigt wurde (Björkman 1941, S. 273—274), behalten ältere Pflanzen und Bäume diese gute Mykorrhizabildung nur äusserst selten. Die meisten Pflanzen bekommen mit zunehmendem Alter immer schlechtere Mykorrhizen, das Wurzelsystem vergrössert sich unerhört, die Entwicklung der oberirdischen Teile der Bäume wird in hohem Grade unterdrückt, sodass die Pflanze schliesslich in den meisten Fällen abstirbt.

Der Grund für die bei jungen Pflanzen mitunter 100 %ige Mykorrhizabildung soll hier nicht besprochen werden. Es ist klar, dass die jungen

Pflanzen auf dem nahrungsarmen Substrat durch diese vollkommene Mykotrophie stark begünstigt werden. Einige Erörterungen der Ursache der abnehmenden Mykorrhizabildung und des sich nach und nach verringernden Wachstums sollen später im Anschluss an die experimentellen Untersuchungen vorgebracht werden.

E. Zusammenfassung der Mykorrhizastudien in der Natur.

Die Frequenz der Mykorrhiza in verschiedenen Waldgesellschaften.

Die Mykorrhizafrequenz bei älteren Bäumen zu vergleichen, muss immer mehr oder minder unsicher bleiben, da es schwierig ist, beim Ausheben der Proben wirklich repräsentative Wurzeln mitzubekommen, und ausserdem hinsichtlich der Standorte Variationen bestehen. Aus den Untersuchungen geht jedenfalls hervor, dass die relative Mykorrhizafrequenz bei älteren Bäumen in der Regel keine hohen Werte erreichen dürfte.

Was Pflänzchen und Jungbäume betrifft, so haben die an ihnen durchgeführten Untersuchungen klar gezeigt, dass die Mykorrhizafrequenz bei den einzelnen Pflanzen nicht nur in verschiedenen Waldgesellschaften, sondern auch auf einem ziemlich einheitlichen Gebiet sehr stark variieren kann. So wurden gleich neben Pflanzen mit relativ schlecht entwickelter Mykorrhiza solche mit 100 %iger oder fast 100 %iger Mykorrhizabildung angetroffen (vgl. Melin 1917, S. 408). Es hat sich indessen gezeigt, dass die höchste Frequenz im allgemeinen bei Bäumchen in moosreichen Nadelmischwäldern vom reinen *Hylocomium*-Typ auftritt, die nicht allzu stark beschattet sind. Auch in nordschwedischen Nadelwäldern vom *Geranium*-Typ mit relativ gutem Nahrungszustand im Boden (vgl. Hesselman 1926) zeigte sich oft, dass die Mykorrhizabildung recht gut ist. In nordschwedischen moosreichen Fichtenwäldern vom *Vaccinium*- und *Dryopteris*-Typ wechselte die Häufigkeit der Mykorrhiza stark, insbesondere je nach dem Grad der Dichtigkeit des Baumbestandes. Im allgemeinen scheint die Mykorrhizafrequenz aber nicht mehr als 30 % zu betragen. Irgendein Unterschied zwischen den beiden letztgenannten Waldgesellschaftstypen in Hinsicht auf die Häufigkeit der Mykorrhiza konnte nicht nachgewiesen werden.

In flechtenreichen Kiefernwäldern zeigt die Mykorrhizafrequenz ebenfalls grosse Variationen. Mykorrhiza scheint im allgemeinen im geschlossenen Bestand nicht zahlreich vorzukommen (20—30 %), aber auf kleineren, »wurzelisolierten« Probeflächen mit besseren Nahrungs- und Feuchtigkeitsverhältnissen konnte die Mykorrhizafrequenz bei jungen

Pflanzen nahezu 100 %ig sein. — Nach Abholzung der grösseren Bäume beginnen die früher unterdrückten, zwerghaften Kiefernpflanzen allmählich oft kräftig heranzuwachsen, wobei auch die Mykorrhizafrequenz in der Regel zunimmt. Bei Pflanzen, die nach und nach eine sehr kräftige Entwicklung mit langen Jahrestrieben und Nadeln erreicht haben, scheint die Mykorrhizafrequenz dagegen wieder kräftig abgenommen zu haben. Die Ursache zu diesem offensichtlich recht eigentümlichen Verhalten soll später im Anschluss an die Ergebnisse der experimentellen Untersuchung behandelt werden.

Die Frequenz der Mykorrhiza in kräuterreichen Wäldern auf Mullböden weist ebenfalls grosse Verschiedenheiten auf. Nicht weit von Pflanzen mit schlechter Mykorrhizabildung kann man hier oft solche mit auffallend guter antreffen (vgl. Tab. 17). Eine Bedingung für starke Mykorrhizafrequenz in solchen Waldgesellschaften scheint jedenfalls guter Lichtzutritt zu sein.

Was schliesslich das Vorkommen der Mykorrhiza bei kleineren Bäumen und Pflanzen in Sumpfwäldern und auf Mooren betrifft, so scheint hohe Bodenfeuchtigkeit einer reicheren Ausbildung oft hinderlich zu sein. Auf trockeneren Teilen der Moore, wie etwa auf Zwergstrauchmoorbülten oder an Randpartien, kann die Mykorrhizafrequenz manchmal hoch sein (60—70 %), vor allem bei jungen, gut entwickelten Pflänzchen. Von besonderem Interesse ist, dass bei sehr jungen, gut entwickelten Pflänzchen auf Wällen aus aufgeworfener Grabenerde die Mykorrhizafrequenz oft ganz ausserordentlich hoch ist (manchmal 100 %ig). Bei etwas älteren Pflänzchen nehmen indessen das Wachstum und die Mykorrhizafrequenz für gewöhnlich auffallend stark ab (vgl. Björkman 1941, S. 274). Bei älteren, hinsiechenden Pflanzen ist die Mykorrhizafrequenz in der Regel sehr niedrig.

Hinsichtlich des Vorkommens der Mykorrhiza ist für alle untersuchten Waldgesellschaften gemeinsam, dass sie vor allem in den obersten Schichten des Bodens auftritt. Das gilt besonders von Mooren (vgl. Björkman 1941, S. 269) und flechtenreichen Kiefernwäldern; in moosreichen Wäldern mit gut ausgebildetem Rohhumus kann oft eine gewisse »Schichtung« beobachtet werden, auch wenn die Hauptpartie der Mykorrhiza regelmässig in der F-Schicht angetroffen wird (vgl. Melin 1927). Eine Angabe bei Endrigkeit (1937, S. 69), dass die Mykorrhiza sich auch in einer Tiefe von 1 m vorfinde, steht meines Wissens ganz vereinzelt da und dürfte vorläufig als unsicher zu betrachten sein.

Das Bild der Mykorrhiza in verschiedenen Waldgesellschaften.

Von den erwähnten Mykorrhizatypen scheinen in der Regel alle in den untersuchten Waldgesellschaften vorzukommen, wenngleich verschieden häufig.

A- und *B*-Mykorrrhizen kommen überall vor, während *C*-Mykorrhizen in moosreichen Wäldern am häufigsten zu sein scheinen, vor allem auf Felsböden, sowie in den Randpartien der Moore; in kräuterreichen Wäldern wie auch in flechtenreichen Kiefernwäldern dürfte *C*-Mykorrhiza ziemlich selten sein.

Mykorrhiza *Da* findet sich ohne Ausnahme in allen Waldgesellschaften, und dasselbe kann auch von Mykorrhiza *Dn* gesagt werden. Am allgemeinsten ist Mykorrhiza *Dn* wohl in geschlossenen, moosreichen Fichtenwäldern vom *Vaccinium*-Typ, aber sie ist auch sehr häufig in kräuterreichen Wäldern auf typischen Mullböden (vgl. Lindquist 1937, S. 296). In flechtenreichen Kiefernwäldern und auf Mooren scheint Mykorrhiza *Dn* jedoch nur spärlich vorzukommen.

Pseudomykorrhiza findet sich, typisch ausgebildet, in allen untersuchten Waldgesellschaften. In moos- und kräuterreichen Wäldern ist sie im allgemeinen (bei Fichte immer) unverzweigt, in flechtenreichen Kiefernwäldern aber sehr oft stark gabelförmig verzweigt und schwer von älteren, echten Mykorrhizen zu unterscheiden (vgl. Fig. 4).

Die dem äusseren Bilde nach am meisten wechselnden Mykorrhizatypen sind die *A*- (und *B*-) Mykorrhizen, die in einer Vielfalt verschiedenster Formen auftreten. Bisweilen können diese Formen für gewisse Waldgesellschaften mehr oder weniger spezifisch sein. So ist die Mykorrhiza in flechtenreichen Kiefernwäldern in der Regel auffallend lang und reich verzweigt und hat einen 10—15 μ dicken, gewöhnlich glatten Mantel, ohne ausstrahlende, für das unbewaffnete Auge sichtbare Hyphen. Ausserdem kommt aber eine Form vor, die zwar ebenso aussieht, doch nahezu keinen Hyphenmantel besitzt. Bei dieser Form zeigt sich regelmässig eine kräftige intrazellulare Infektion mit einem dicken Hartigschen Netz, das bis an die Endodermis hineinreicht (Fig. 5). In kräuterreichen Wäldern auf Mullböden tritt ein ziemlich spezifischer Typ auf. Er ist dunkelbraun und hat einen dicken Mantel (15—35 μ) mit für gewöhnlich glatter Oberfläche. Der Mantel ist pseudoparenchymatisch und zerfällt leicht. Das Hartigsche Netz ist dünn und nimmt nach innen zu meistens kräftig ab. Intrazellulare Infektion kommt nicht vor (Fig. 15). In moosreichen Fichtenwäldern schliesslich treten am gewöhnlichsten reich verzweigte Mykorrhizen mit 10—20 μ

dickem, graubraunem oder mit lockerem, grauweissem, ziemlich gut ausgebildetem Hyphenmantel mit reichlich ausstrahlenden Hyphen und Hyphensträngen auf. Ektendotrophe Mykorrhizen vom selben Typ, wie oben beschrieben (Fig. 5), sind manchmal beobachtet worden. Die »safrangelbe Mykorrhiza« (Fig. 12) scheint am gewöhnlichsten in moosreichen Nadelwäldern zu sein, ist aber streng genommen in allen untersuchten Waldgesellschaften angetroffen worden.

Endrigkeit (1937) hat die Entwicklung der Mykorrhiza auf mehreren Böden in Ostpreussen zu verschiedenen Jahreszeiten untersucht, aber niemals andere als ektotrophe Mykorrhizen ohne irgendwelche intrazellulare Infektion mit Mykorrhizapilzen angetroffen. Nur in einem Fall (in einer zweijährigen Kiefernpflanzung bei Königsberg) gelang es ihm, eine intrazellular infizierte Kurzwurzel mit einem kräftigen Hartigschen Netz bis an die Endodermis anzutreffen, was er aber als »pathogene Pseudomykorrhiza« auffasst (l. c., S. 65). Es dürfte unsicher sein, ob diese Auffassung Endrigkeits richtig ist, aber sie kann möglicherweise erklären, warum er keine ektendotrophe Mykorrhiza fand. Wie schon früher (S. 20) hervorgehoben wurde, ist es nämlich eine charakteristische Eigenschaft der ektendotrophen Mykorrhiza, dass sie in der Regel unverzweigt ist und keinen Mantel oder nur einen sehr dünnen hat, und rein habituell ist es oft sehr schwer sich vorzustellen, dass man es wirklich mit einer echten Mykorrhiza zu tun hat (vgl. Fig. 49 und Björkman 1940, Fig. 15—17).

Über das Vorkommen der typischen ektendotrophen Mykorrhizen in der freien Natur und über die Verhältnisse, unter denen sie sich entwickeln, sind keine Angaben in der Literatur zu finden. Bei einem Versuch mit verschiedenen Walderden habe ich indessen diese Frage schon früher berührt (Björkman 1940). So wurden kurze, unverzweigte Mykorrhizen ohne oder mit unbedeutendem Mantel, jedoch mit besonders starker intrazellularer Infektion und einem kräftigen Hartigschen Netz angetroffen, teils in »Ca-reichem Mull« aus einem Fichtenwald in der Provinz Östergötland, teils in Rohhumus aus einem Nadelmischwald in der Provinz Uppland (l. c., S. 48—50). Endrigkeits Auffassung (l. c., S. 77), dass eine echt intrazellulare Infektion erst bei älteren Pflanzen auftreten könne, wird deutlich dadurch widersprochen, dass die erwähnten Kulturen mit teilweise sehr grosser Häufigkeit der ektendotrophen Mykorrhiza nicht älter waren als eine Vegetationsperiode. Beim Studium der Ausbildung der Mykorrhiza in verschiedenen Waldgesellschaften ist die typische ektendotrophe Mykorrhiza (Fig. 5) vor allem bei mehr oder minder unterdrückten Pflanzen in flechtenreichen Kiefernwäldern sowie in moosreichen Nadelmischwäldern an-

getroffen worden, dagegen nicht in kräuterreichen Wäldern auf Mullböden oder auf Mooren.[1] Ein Vergleich zwischen Fig. 5 und Fig. 15 bestätigt die früher erwähnte Tatsache, dass die ektendotrophen Mykorrhizen in der Regel einen unbedeutenden Mantel, dagegen aber ein kräftiges, interzellulares Netzwerk haben, während Mykorrhizen von ausgeprägt ektotrophem Typ im allgemeinen einen ziemlich dicken Mantel, aber nur ein schwach ausgebildetes, nach innen kräftig sich verdünnendes HARTIGsches Netz besitzen.

[1] Im experimentellen Teil (S. 124) wird eine Methode gezeigt, intrazellulare Infektion bei Kiefernpflänzchen in Moorböden hervorzurufen, wo normalerweise nur ektotrophe Mykorrhizen vorkommen.

II. Experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte.

Aus den in der freien Natur ausgeführten Mykorrhizauntersuchungen ergab sich, dass die Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte in hohem Grade mit den verschiedenen äusseren Verhältnissen wechselt. Wenn man von stark versumpften Waldgesellschaften absieht (Sumpfwäldern und Moorwäldern), so dürfte der Sauerstoff keinen begrenzenden Faktor für die Mykorrhizabildung darstellen, ebensowenig wie die Ungleichheiten des p_H im Boden; dagegen scheinen die Lichtstärke und die Nahrungsverhältnisse im Boden Faktoren zu sein, die vor allen anderen das Auftreten der Mykorrhiza regeln.

Bei den experimentellen Untersuchungen, die die Frage der Bedingungen für die Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte behandeln sollen, sind daher besonders Licht und Nahrungsverhältnisse Gegenstand des Studiums gewesen. Die Feuchtigkeitsverhältnisse wurden möglichst optimal und konstant gehalten.

Was das Licht betrifft, so haben die Untersuchungen draussen in der Natur gezeigt, dass Ungleichheiten in seiner qualitativen Zusammensetzung einerseits im geschlossenen Bestand, anderseits auf mehr offenen Plätzen so klein sind, dass man sie als bedeutungslos ansehen kann. Bei den experimentellen Untersuchungen ist der Lichtfaktor daher nur in Hinsicht auf die Quantität der einfallenden Strahlung variiert worden.

Was die Nahrungsverhältnisse angeht, so wurde die Abhängigkeit der Mykorrhiza von verschiedenen Konzentrationen des löslichen Stickstoffs, Phosphors, Kaliums und Kalziums studiert. Ausserdem wurde auch der Einwirkung gewisser Wuchsstoffe einige Aufmerksamkeit geschenkt.

Die experimentellen Untersuchungen sind nach zwei verschiedenen Linien betrieben worden. Teils wurden Versuche in Kulturgefässen mit Kiefern- und Fichtenpflanzen in verschiedenen Walderden angestellt, teils wurden die Pflänzchen in Glaskolben mit gewaschenem Sand unter aseptischen Verhältnissen aufgezogen.

A. Gefässversuche mit Kiefer und Fichte in verschiedenen Humusformen.

1. Methodik.

Versuchserden. Für die Versuche wurden Walderden verschiedener Beschaffenheit verwendet, in grossem Ausmasse jenen Lokalitäten entnommen, die im Vorhergehenden insbesondere mit Rücksicht auf Frequenz und Ausbildung der Mykorrhiza beschrieben wurden (Nr. 1, 3, 5, 9, 10 und 13). Die Erden wurden im Frühjahr gesammelt (April—Mai), worauf sie unmittelbar für die Kultivierung präpariert wurden. In sämtlichen Fällen wurde das Einsammeln auf sorgfältig gewählten Plätzen durchgeführt, die für den Bodentyp oder die Waldgesellschaft, die von den Erdproben repräsentiert werden sollten, charakteristisch waren. Vor der Entnahme wurde die lebende Vegetation entfernt, doch wurden tote Pflanzenreste mitgenommen, beispielsweise von Moosen, die die F-Schicht kennzeichnen (wo sich eine solche unterscheiden lässt). In der Regel ist auch die ganze H-Schicht in den eingesammelten Proben aufgenommen worden. Was die Erdprobe aus dem flechtenreichen Kiefernwald betrifft, so wurden sowohl die äusserst dünne Humusdecke sowie die darunterliegende Mineralerde (Sand), wo sich die Baumwurzeln ausbreiten, bis zu einer Tiefe von 1 dm mitgenommen. Von den eingesammelten Mullerden aus den Provinzen Uppland und Skåne wurden Proben mit Rücksicht auf die hauptsächliche Ausbreitung der Wurzeln auch aus etwas grösserer Tiefe als 1 dm genommen.

Folgende Versuchserden wurden angewandt:

V = Humus + Sand, flechtenreicher Kiefernwald, Staatsforst Åheden, Vindeln, Provinz Västerbotten. Vgl. S. 16.

K = Rohhumus, moosreicher Fichtenwald vom *Vaccinium*-Typ, Storliden, Versuchspark Kulbäcksliden, Provinz Västerbotten. Vgl. S. 25.

O = Rohhumus, moosreicher Fichtenwald vom *Vaccinium*-Typ, Orsa, Provinz Dalarna. Vgl. Romell (1938).

N = Rohhumus, moosreicher Nadelmischwald vom reinen *Hylocomium*-Typ, »Nåsten«, unweit von Uppsala.

D = Rohhumus, moosreicher Nadelmischwald vom reinen *Hylocomium*-Typ, Danderyd, Provinz Uppland. Vgl. S. 34.

T = Rohhumus, moosreicher Nadelmischwald vom *Geranium*-Typ, Törnby, Provinz Uppland.

F = Mull, kräuterreicher Eichenmischwald, Fredrikslund, Provinz Uppland. Vgl. S. 43.

M = Mull, kräuterreicher Buchenwald mit Fichtennachwuchs, Maltesholm, Provinz Skåne. Vgl. S. 44.

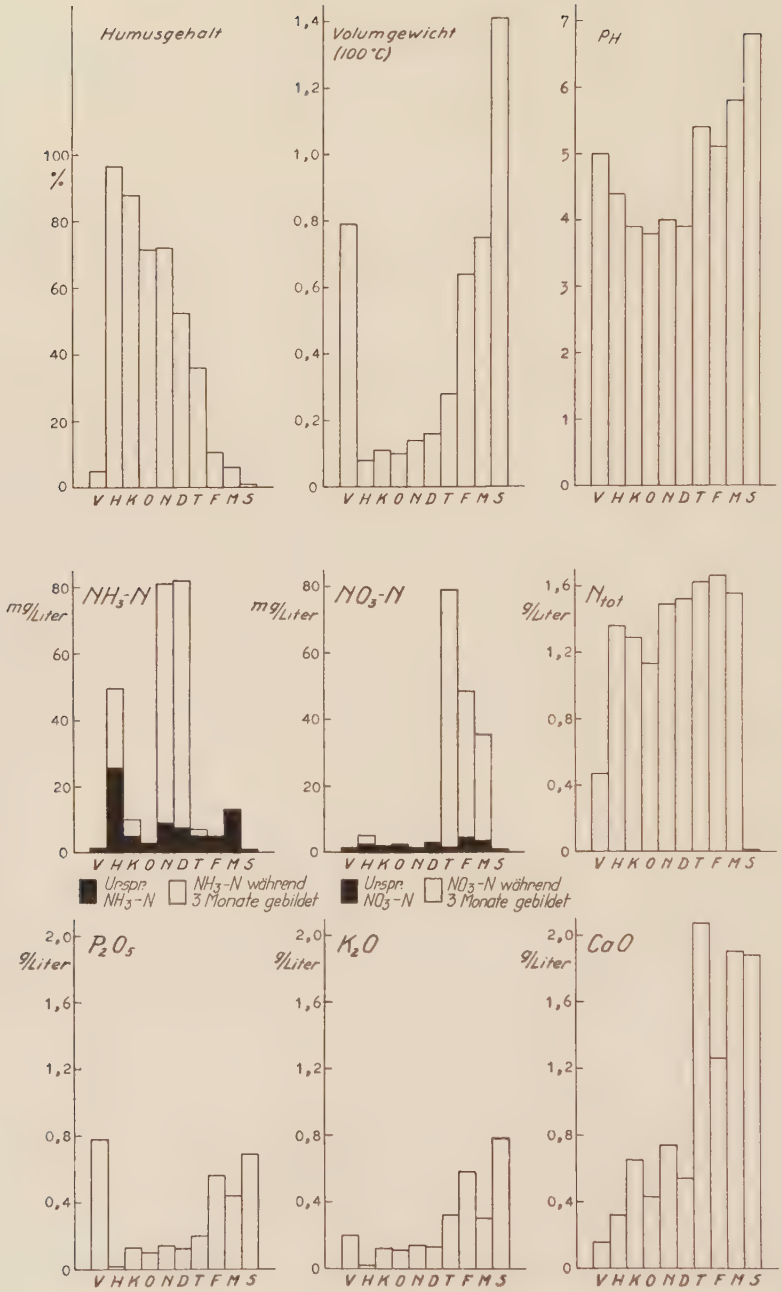


Fig. 17. Beschaffenheit der Versuchserden. Die Bezeichnungen **V, H, K** usw. s. S. 61.

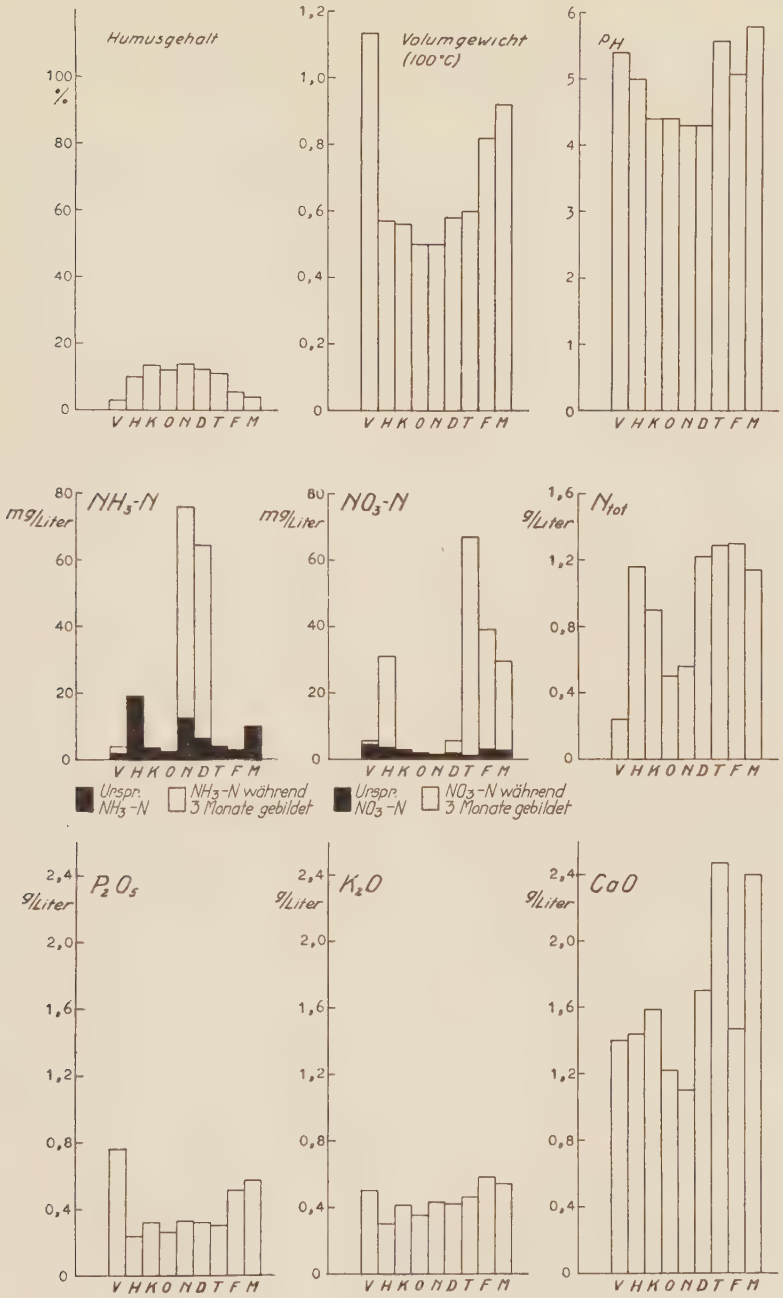


Fig. 18. Beschaffenheit der Versuchserden nach deren Mischung mit Sand (2 : 1). Die Bezeichnungen **V, H, K** usw. s. S. 61.

H = Torf, *Andromeda Polifolia*-Gesellschaft, Nördliches Hällmyren-Moor, Provinz Västerbotten. Vgl. S. 50.

S = Fluvioglacialer Sand aus 2 Meter Tiefe, Uppsala.

Steine und grössere Zweige wurden aus den Erdproben entfernt und, um eine gute Durchlüftung in den Versuchsgefässen zu ermöglichen, sämtliche Erdproben (auch die Mullerden, um die grösste Gleichförmigkeit herzustellen) mit Sand (S) gemischt im Volumverhältnis 2 Teile Erde und 1 Teil Sand (Körnchengrösse 2—3 mm). Hesselman (1927, 1939) benutzte 1 Volumteil Erde und 2 Teile Sand und Mitchell (1934) 1 Teil Erde und 3 Teile Sand. Da sich indessen bei vergleichenden Versuchen zeigte, dass ebenso kräftige Pflanzen bei geringerer Sandbeimischung erhalten werden können, ist diese Methode vorgezogen worden. Ohne Beimischung von Sand entwickeln sich die Pflanzen schlechter und ungleichmässig, besonders in humusreicheren Erden.

Die chemische Beschaffenheit der Versuchserden wurde in Hinsicht auf deren Gehalt an Stickstoff, Phosphor, Kalium und Kalzium unmittelbar nach der Entnahme untersucht, teils ohne Beimischung von Sand, teils mit Sand im Volumverhältnis 2 : 1. In gewissen Fällen wurden die Erden auch am Ende der Versuche nochmals untersucht. Die Ergebnisse dieser Analysen sind in Fig. 17 und 18 zusammengestellt.[1]

Beim Stickstoff wurde teils der totale Stickstoffgehalt (N_{tot}) nach Kjeldahl, Verfahren von Andersen & Jensen (1925), teils auch leichtlöslicher Stickstoff (NH_3-N und NO_3-N) nach Olsen (1929) bestimmt. Zur Untersuchung der Lebhaftigkeit der Nitrifikation in den verschiedenen Erden wurde Hesselmans (1926) Lagerungsmethode verwendet, wobei Erdproben in Kolben während 3 Monate im Laboratorium verwahrt wurden, und nachher der NH_3- und der NO_3-Stickstoff bestimmt wurden (vgl. Romell 1934).

Phosphorsäure (P_2O_5) wurde nach Zinzadze (1935) bestimmt. Den totalen Phosphorgehalt anzugeben, wurde zur Charakterisierung einer gewissen Walderde in Hinsicht auf den Phosphorfaktor als am geeignetsten angesehen. Die Menge leichtlöslicher Phosphorsäure ist in gewissen Fällen am Ende der Versuche festgestellt worden. Bei diesen Analysen wurde Egnérs Laktatmethode (Egnér 1932; Egnér, Köhler & Nydahl 1938) mit Kalziumlaktat als Extraktionsmittel angewandt. Da diese Methode zur Bestimmung leichtlöslicher Phosphorsäure in Ackerboden ausgearbeitet ist, sollte sie nicht ohne eingehende vergleichende Untersuchungen für Humusböden benutzt werden (Tamm 1942). In den Fällen, wo die Methode angewandt wurde, handelte es sich indessen bloss um Vergleiche des Gehalts leichtlöslicher Phosphorsäure nach Zusatz verschiedener Mengen H_3PO_4 zu ein und derselben Erde.

Kali (K_2O) wurde (mit 12 %iger HCl bei 20° C während 48 Stunden extrahiert, der Extrakt eingedampft und nach Zusatz von $CaCl_2$ geglüht) nach Nydahl (1932) bestimmt.

Kalk (CaO) wurde nach Hillebrand & Lundell (1929, S. 501) bestimmt.

[1] In Fig. 17 und 18 sind auch Werte über den Humusgehalt (Glühverlust), Volumgewicht und p_H (elektrometrische Bestimmung) angegeben.

Alle Angaben über den Stickstoff-, Phosphorsäure-, Kali- und Kalkgehalt der verschiedenen Erden wurden in mg/Liter Erde ausgedrückt, was am zweckmässigsten sein dürfte, wo es sich um Gefässversuche mit demselben Erdvolumen in verschiedenen Versuchsserien handelt. Diese Angaben können übrigens durch Anwendung der mitgeteilten Volumgewichtswerte leicht in mg/kg Erde umgerechnet werden.

Versuchsgefässe und Bewässerung. Für die Versuche wurden teils gewöhnliche 2-Liter-Blumentöpfe, teils 5-Liter-MITSCHERLICH-Gefässe verwendet. MITCHELL (1934, 1939) benutzte Blumentöpfe, in Blechbehälter gestellt, sowie eine komplizierte Anordnung zur Bewässerung der Kulturen mit Nährlösung durch tägliches Heraufpumpen der Flüssigkeit aus den Vorratsgefässen. Durch diese Methode glaubt MITCHELL (l. c., S. 13) unter anderem einen Verlust von Nährlösung vermeiden und die Verteilung der zugeführten Lösung in den Gefässen gleichmässiger gestalten zu können. Die Methode, die in der vorliegenden Untersuchung angewandt wurde, stimmt im Prinzip mit HESSELMANS (1927, 1939) bedeutend einfacherer überein, die Blumentöpfe bis zum oberen Rand in feinen Sand zu stellen und sie in dem Masse zu bewässern, als es die Pflanzen bedürfen, was nach einiger Erfahrung leicht zu beurteilen ist. Es ist auch recht einfach festzustellen, wieviel Wasser den einzelnen Erden zugeführt werden kann, ohne dass Flüssigkeit durch den Topf hindurchfliesst. Besonders bei Zusatz von Nährlösungen wurde immer sehr genau darauf gesehen, dass die Flüssigkeit nicht durch den Topfboden durchfloss. Bei der Bewässerung wurde danach gestrebt, die Feuchtigkeitsverhältnisse optimal zu halten und allen Töpfen gleich viel Wasser zuzumessen, was im grossen ganzen auch verwirklicht werden konnte. Indem die Umgebung der Töpfe, der Sand also, ständig feucht gehalten wurde, liess sich die Verdunstung bedeutend herabsetzen, wodurch die Feuchtigkeit in den Töpfen konstanter gehalten werden konnte. Die Zufuhr der Nährlösung geschah (s. weiter unten) so gleichförmig über die ganze Oberfläche wie nur möglich. Wenige Stunden vor Zusatz der Nährlösung wurden die Töpfe befeuchtet, wodurch die gleichmässige Verteilung der zugeführten Nährlösung im Topf erleichtert worden sein dürfte. Eine Fehlerquelle, auf die HATCH aufmerksam gemacht hat (1937, S. 86), nämlich dass Salze durch die Wände poröser Versuchsgefässe entweichen können, dürfte so klein sein, dass sie vernachlässigt werden kann. Dafür sprechen auch MITCHELLS Versuche, wo poröse und glasierte Versuchsgefässe (MITCHELL 1939, S. 6 und Fig. 8 A) bei Zufuhr von Nährsalzen dieselben Ergebnisse lieferten.

Im Sommer 1939 wurden emaillierte MITSCHERLICH-Gefässe benutzt, wobei Wasser und Nährlösung durch das Gefäss fliessen konnten und im Behälter gesammelt wurden. Vor neuerlicher Wasserzufuhr wurden die Kulturen mit der eventuell im Behälter befindlichen Flüssigkeit bewässert. Es zeigte sich jedoch, dass diese Gefässe für Humuserden ungeeignet waren, wahrscheinlich vor allem auf Grund des unzureichenden Sauerstoffzutritts (vgl. MITCHELL 1934, S. 13) oder möglicherweise auch wegen allzu hoher Temperatur (vgl. HATCH 1937, S. 89), die in Versuchsgefässen dieses Typs sicherlich herrschte. 1940 und 1941 wurden daher ausschliesslich Blumentöpfe verwendet. Mit einigen wenigen Ausnahmen wurden immer wenigstens zwei Parallelversuche gemacht.

Die Kulturgefässe wurden in einem offenen Gewächshaus vom Typ A. Möller teils in Uppsala (s. Fig. 19) und teils an »Statens skogsförsöksanstalt«, Experimentalfältet, in der Nähe von Stockholm, aufgestellt (vgl. Hesselman 1927 und Gast 1937). In einem solchen Gewächshaus ist der Luftwechsel gut, und das gleiche kann auch von den Lichtverhältnissen gesagt werden (s. weiter unten). Bei einem Versuch wurden die Töpfe unter freiem Himmel aufgestellt, bloss von einem Gitterkäfig geschützt (vgl. Hesselman 1939).

Samen. Durch ausgedehnte Untersuchungen, vor allem von Mitchell (1934, 1939) angestellt, ist konstatiert worden, dass das Samengewicht

Fig. 19. Detailbild aus dem Gewächshaus mit Topf- und Kolbenversuchen. Uppsala 1941.

grosse Bedeutung für das Trockengewicht junger Kiefernpflanzen hat. So gibt ein grösserer Same auch grössere Pflanzen als ein kleinerer unter gleichen äusseren Bedingungen. Um möglichst gleichmässiges Material zu erhalten, wurden Samen einer einzigen Gewichtsklasse verwendet (bei Kiefer 4,25—4,50 mg, bei Fichte 5,0—5,5 mg). Bei allen Versuchen wurden ausserdem Samen von einem einzigen Baum benutzt, um einigermassen den Einfluss genetischer Faktoren auszuschliessen. Für die Versuche wurden Kiefernsamen aus der Provinz Uppland (Keimbarkeit 95 %) sowie Fichtensamen aus der Provinz Småland (Keimbarkeit 85 %) benutzt (durch Prof. N. Sylvén, Ekebo, erhalten).

Aussaat und Anpflanzung. Die Pflanzen wurden aus Samen aufgezogen, die in reinem, feuchtem Sand bei guter Beleuchtung in der ersten Hälfte des Monats Mai ausgesät wurden. Nach 6—7 Tagen, bevor noch irgendeine Verzweigung der Wurzeln eingetreten war, wurden die Pflanzen

in die Versuchsgefässe überführt. In die Töpfe wurden 25 Pflanzen eingesetzt, in die MITSCHERLICH-Gefässe 30. Unmittelbar nach dem Umsetzen wurden die Pflanzen gegen zu starkes Licht geschützt und erhielten reichlich Wasser. In der ersten Woche wurden beschädigte Pflänzchen ersetzt, sodass die Anzahl in jedem Gefäss gleich blieb.

Nährlösungen. Die Zufuhr der Nährlösungen geschah in kleinen Portionen zweimal wöchentlich; begonnen wurde damit 14 Tage nach dem Umsetzen, also ungefähr um den 1. Juni herum, und bis zum 1. Sept. wurde damit fortgesetzt. MITCHELL (1934) führte bei seinen ersten Versuchen mit Sandkulturen alle Nährlösung in 2 Portionen zu, ging aber später davon ab und begoss statt dessen wiederholte Male (l. c., S. 23). Eine allzu plötzliche Änderung in der Salzkonzentration (besonders von Stickstoff) beeinflusst nämlich das Wachstum der Pflanzen in hohem Grade nachteilig. Den Humuskulturen wurde bei MITCHELLS Versuchen die definitive Nährlösung jedoch auf einmal bei Beginn des Versuches zugeführt. Doch handelte es sich bei diesen Versuchen nur um relativ schwache Nährlösungen.

Die Nährlösung wurde den Versuchsgefässen unter Verwendung eines Messglases zugeführt. Bei jedem Begiessen erhielten die Töpfe 100 ccm Lösung auf einmal, und die MITSCHERLICH-Gefässe 125 ccm. Insgesamt erhielt jeder Topf 2,5 Liter Nährlösung und jedes MITSCHERLICH-Gefäss 3 Liter. Die Lösungen wurden in Flaschen aus Jenaglas verwahrt. Die Zusammensetzung der verschiedenen Nährlösungen wird im Zusammenhang mit jedem einzelnen Versuch angegeben; hier können bloss die Grundlagen erwähnt werden, wonach sie zusammengestellt wurden. Bei der Zufuhr der Nährlösungen wurden folgende Grundsätze beobachtet: teils Zufuhr von Lösungen, denen je eines der Elemente Stickstoff, Phosphor, Kalium oder Kalzium fehlte, teils Zufuhr der einzelnen Nährstoffe in verschiedenen Konzentrationen.

Die erste Methode wurde hauptsächlich im Anschluss an MITCHELL (1934) und HATCH (1937) praktiziert, um in schwedischen Humusformen HATCHS Theorie über die Mykorrhizabildung auf Grund von Mangel an gewissen Nährstoffen zu prüfen. Für Versuche nach dieser Methode wurde MITCHELLS Nährlösung für Humusversuche 1932 zugrundegelegt (= Nährlösung A):

NH_4NO_3	276,5	mg/Liter
KH_2PO_4	1 112,0	»
$MgSO_4 + 7\ H_2O$	1 780,0	»
$CaCl_2 + 2\ H_2O$	1 335,0	»
Ferricitrat	20,0	»

Da die in den ersten Versuchen verwendeten Erden (K, N, F, S) an Phosphorsäure oder Mineralstoffen nicht arm waren — wie dies mehr oder minder mit MITCHELLS Versuchserden der Fall gewesen war — wurde eine etwas stärkere Konzentration angewendet, um den Effekt eines relativen Mangels an einem Element sicher hervortreten zu lassen. Während MITCHELL nur 1 Liter der erwähnten Nährlösungen je Topf (mit 27 Pflänzchen) verwendete, wurden so während des Sommers 2,5 Liter je Topf zugesetzt. In den folgenden Versuchen, durchgeführt nach demselben Grundsatz, wurde

(1939) die zugeführte Menge Nährlösung ungef. 5mal (bei Stickstoff etwa 8mal) so stark gewählt, als MITCHELL sie ursprünglich verwendete (Nährlösung B, s. S. 73 und Tab. 22).

In den Sommern 1940 und 1941 wurden Versuche ausgeführt gemäss der anderen erwähnten Methode, d. h. mit gestaffelten Konzentrationen gewisser Stoffe. Hierbei wurde aus Gründen, die später noch besprochen werden sollen, vor allem die Zufuhr von löslichem Stickstoff und Phosphorsäure untersucht. Was die gewählten Stickstoffgaben betrifft, wurden bei den Versuchen im Jahre 1940 dieselben Mengen wie bei HESSELMANS Untersuchungen angewendet (1934—35, s. BJÖRKMAN 1940, S. 26). Der Stickstoff wurde in Form von Ammoniumnitrat in drei verschiedenen Konzentrationen im Verhältnis 1 : 3 : 9 (»N_1«, »N_3«, »N_9«) hinzugesetzt. Bei den Versuchen 1941 wurde der Stickstoff in den Konzentrationsverhältnissen 1 : 2 : 4 (»N_1«, »N_2«, »N_4«) zugesetzt, wie aus Tab. 26 näher hervorgeht. Die Phosphorkonzentration variierte bei den Versuchen im Jahre 1940 ebenso wie die des Stickstoffs im Verhältnis 1 : 3 : 9 und bei den Versuchen 1941 im Verhältnis 1 : 2 : 4. Die zugeführten Mengen wurden im grossen ganzen nach MITCHELLS Phosphorkonzentrationen in Sandkulturen von *Pinus Strobus* bestimmt (l. c., 1939, S. 52).

Was die Zusammensetzung der übrigen benutzten Nährlösungen betrifft, wird auf die Beschreibung bei dem betreffenden Versuch verwiesen.

Lichtverhältnisse. Wie schon erwähnt, wurden die Kulturen in einem MÖLLER-Gewächshaus vom selben Typ aufgestellt, der von HESSELMAN (1927) und GAST (1937) benutzt worden war. Einer der Versuche (Nr. 2, s. S. 79 u. f.) wurde auch in dem von ihnen verwendeten Gewächshaus an »Statens skogsförsöksanstalt« durchgeführt. Zur Beschattung der Pflanzen wurde eine Anzahl in Nord-Süd-Richtung orientierte »Lattenkäfige« verwendet, wie sie GAST (l. c., S. 592) ausführlich beschrieben hat. Die Latten waren 1 cm breit, aber der Abstand zwischen ihnen wurde variiert, um verschiedene Lichtmengen durchfallen zu lassen; diese betrugen ungefähr $^1/_2$, $^1/_4$ und $^1/_{16}$ der Strahlung im Freien (Lattenabstand 10, 4 und 2 mm). Durch kontinuierliche Ganztagsbeobachtungen mit AURÉNS Solarimeter (AURÉN 1937), das die totale einfallende Strahlung registriert, wurde von HESSELMAN in den Monaten Juni—August 1935 und 1936 der Beleuchtungsgrad in den einzelnen Lattenkäfigen und im Gewächshaus (l. c., 1939; vgl. BJÖRKMAN 1940) festgestellt, wobei folgende Durchschnittswerte erhalten wurden, ausgedrückt in % der Strahlung auf freiem Felde:[1]

Gewächshaus	$^1/_2$-Licht-Käfig	$^1/_4$-Licht-Käfig	$^1/_{16}$-Licht-Käfig
49 %	23 %	12 %	6 %

Diese Werte stützen sich auf eine weit grössere Anzahl Messungen als die entsprechenden, die von GAST (1937, S. 595) mitgeteilt wurden, weswegen sie im folgenden als approximative Werte für das einfallende Licht zur Anwendung kommen.

[1] Anstatt der Bezeichnung »Strahlung« oder »Einstrahlung«, was in diesem Falle am besten wäre, da es die einfallende Strahlungsmenge ist, die registriert wird, soll im folgenden der Kürze halber die Bezeichnung »Licht« gebraucht werden. Im selben Sinne werden auch »Lichtstärke«, »Belichtung« und »Beleuchtung« verwendet.

Da es sich während des Verlaufs der Versuche als wünschenswert erwies, die Wirkung eines Beschattungsgrades zwischen 12—23 % auf die Mykorrhizabildung zu untersuchen, wurde noch ein Lattenkäfig vom selben Typ gebaut, doch mit den Latten in einem Abstand von einander, der gleich war dem arithmetischen Mittel aus dem Abstand der $^1/_2$- und $^1/_4$-Licht-Käfige (= 7 mm). In diesem Beschattungskäfig wurden keine fortlaufenden Lichtmessungen vorgenommen. Mit LANGES Photometer (vgl. S. 14) wurde jedoch die Lichtstärke teils bei heiterem, teils bei bewölktem Himmel kontrolliert, wobei sich zeigte, dass der für das Licht berechnete Durchschnittswert erreicht worden war. Dieser Lattenkäfig wird im folgenden 17 %-Licht-Käfig benannt. Auch in den übrigen Beschattungskäfigen wurden Augenblicksregistrierungen der Lichtstärke mit Photoelementen vorgenommen. Einige Ergebnisse dieser Messungen sind in der folgenden Übersicht zusammengestellt:

Relative Lichtmenge (Durchschnittswert für zwei Vegetationsperioden) nach HESSELMAN, ausgedrückt in %	6	12	—	23	49
Relative Lichtstärke bei heiterem Himmel (Durchschnittswert von 4 Messungen am 6.10. 1941), in %	—	11,4	17,3	22,8	49,1
Dasselbe bei trübem Wetter (5.11. 1941), in %	—	11,6	17,7	23,2	50,6

Die **Temperatur** in den Beschattungskäfigen und auch inner- und ausserhalb des Gewächshauses wurde im Sommer 1940 um 14^h vom 13.6. bis zum 12.10. gemessen. Die Durchschnittstemperatur zu diesem Zeitpunkt betrug im 6 %-Licht-Käfig 20,1° C, im 12 %-Licht-Käfig 20,0°, im 17 %-Licht-Käfig 20,0°, im 23 %-Licht-Käfig 19,9°, frei im Gewächshaus 19,6° und ausserhalb des Gewächshauses 19,2°. Der Unterschied in den Durchschnittswerten zwischen den extremen Fällen — im 6 %-Licht-Käfig und vor dem Gewächshaus — betrug also nur 0,9° und hat aller Wahrscheinlichkeit nach die Entwicklung der Pflanzen nicht beeinflusst (vgl. GAST 1937, S. 599).

Ernte. Wie schon früher erwähnt, wurde die Anpflanzung in den Versuchsgefässen um den 15. Mai herum vorgenommen. Die Ernte fand im Oktober und Anfang November statt. Die gesamte Versuchszeit belief sich also auf etwa viereinhalb Monate. Bei einem Versuch wurden auch zweijährige Pflanzen untersucht.

In Hinsicht auf die späteren chemischen Analysen der Sprossen und Wurzeln wurden die letzteren nach dem Herausheben nicht in Wasser abgespült, sondern äusserst sorgfältig mit Pinzette und Pinsel unter der Präparierlupe gereinigt, bis Erde und Sand gänzlich entfernt waren.

Nach Bestimmung des Frischgewichts (hier nicht angeführt) wurden die Pflänzchen gemessen und besonders in Hinsicht auf die Entwicklung des Wurzelsystems geprüft. Darauf wurden die Pflanzen, jede für sich, in Pergamynsäckchen gelegt (Spross und Wurzel gesondert) und bei + 70° C zwei bis drei Stunden lang getrocknet. Die Trockengewichtsbestimmung, mit einer Genauigkeit bis auf 0,1 mg, wurde stets an Material vorgenommen, das im Exsikkator abgekühlt worden war.

Von jeder Versuchskombination wurden zwei Pflanzen zum Photographieren reserviert und ein oder mehrere Wurzelsysteme in KARPETSCHENKO-NAWASCHINS Flüssigkeit fixiert. Interessantere Mykorrhizaformen wurden ebenfalls für

eine spätere Untersuchung konserviert. Was die Benennung der angetroffenen Wurzel- und Mykorrhizatypen betrifft, so stimmt diese in allen Teilen mit der bei den Naturstudien angewandten Terminologie überein (vgl. S. 11—14).

Chemische Analysen der Versuchspflanzen. Beim Herausnehmen der Proben für die Analysen wurden für die betreffende Versuchskombination charakteristische Pflanzen gewählt. Zur Analyse wurde immer eine Anzahl ganzer Sprosse oder Wurzelsysteme angewandt, niemals Fragmente. In den meisten Fällen wurden mindestens zwei Parallelanalysen (bei grösseren Abweichungen mehrere) durchgeführt, woraus dann Durchschnittswerte berechnet wurden. Für die Stickstoffbestimmung wurden mindestens 15—20 mg der bei 100° C getrockneten Probe verwendet. Zur Bestimmung von Phosphor, Kalium und Kalzium wurden 200—2 000 mg getrocknete Probe abgewogen. Nach der Veraschung und Auflösung der Probe wurde die Lösung in einen 50 ccm Messkolben überführt, worauf geeignete Mengen der Lösung für die betreffenden Bestimmungen abpipettiert wurden. Für Phosphor wurde eine Lösung benutzt, die mindestens 20 mg, für Kalium ebenfalls zumindest 20 mg und für Kalzium zumindest 100 mg abgewogener Substanz entsprach. In einigen Fällen war die Probe nicht genügend gross, um eine Analyse von mehr als einem der erwähnten Elemente zuzulassen. Zur Bestimmung des Kohlenstoffs wurden mindestens 100 mg getrocknete Probe und für die Kupfer-Analysen 2 g verwendet.

Stickstoff wurde mit einer modifizierten KJELDAHL-Methode nach ANDERSEN & JENSEN (1925) bestimmt. Zur Destillation wurde ein Destillationsapparat nach PARNAS & WAGNER (vgl. PARNAS 1938) benutzt.

Phosphor wurde nach ZINZADZE (1930, 1935) bestimmt. Die Zusammensetzung der verwendeten Reagenzien ist bei ZINZADZE 1935, S. 227—230 angegeben. Die Extinktion wurde nach EGNÉR, KÖHLER & NYDAHL (1938) bestimmt. Zur photoelektrischen Kolorimetrierung wurden Jena Farbenfilter RG 2 + BG 15 angewandt.

Kalium wurde nach NYDAHL (1932) bestimmt, jedoch mit dem Unterschied, dass 0,5 molare KJ-Lösung anstatt der 2 molaren sowie 0,2 n HCl statt 0,5 n verwendet wurde. Nach Zusatz von KJ und HCl standen die Proben ausserdem 2 Stunden im Dunkeln bei konstanter Temperatur (20° C). (Diese Modifikationen, gleichfalls nach NYDAHL, sind nicht veröffenlicht). Die Extinktion wurde in einem Zeiss Pulfrich-Photometer mit Filter S 55 gemessen. Das Photometer war durch Messung von Standardlösungen kalibriert, erhalten durch Analyse reiner KCl-Lösungen.

Kalzium wurde als Kalziumoxalat gefällt, in der Hauptsache nach CHAPMAN (1928) und durch Titrierung mit 0,01 n $KMnO_4$ bestimmt.

Kupfer wurde nach der Diäthyldithiocarbamat-Methode nach NYDAHL (1939) bestimmt.

Lösliche Kohlenhydrate wurden bestimmt als reduzierende Substanz nach HAGEDORN & JENSENS Methode (1918, 1923 *a* und *b*) für Blutzuckerbestimmung. Diese Methode ist auch von LANGLET (1936) zum Mengennachweis von Zucker in Trieben und Nadeln bei Kiefernpflänzchen angewendet worden. Im Vergleich zu anderen leicht ausführbaren Mikromethoden zur Bestimmung der reduzierenden Substanz bei Pflanzen hat sich diese Methode nach STREPKOV (1939) als ausserordentlich empfindlich und zuverlässig erwiesen. Die Vor-

behandlung der Proben ging folgendermassen vor sich: die für die Analyse bestimmten Pflanzen (Spross und Wurzel gesondert) wurden bei 80° C getrocknet und zu Pulver vermahlen, neuerlich getrocknet und abgewogen. Nach Zusatz einer gewissen, zur Probe proportionalen Menge destillierten Wassers (gewöhnlich 25 ccm zu 1,25 g Probe) und langsamer Erwärmung bis auf 80° C wurden die Proben zu fortgesetzter Auslaugung 12 Stunden im Kühlraum verwahrt. Danach wurden sie in einen Messkolben hinüberfiltriert, der bis zur Marke mit destilliertem Wasser, durch den festen Rest hindurchgespült, gefüllt wurde. Für die Fällung der löslichen Eiweissstoffe wurde $CCl_3.COOH$ angewendet. Wo die Bestimmung vor allem auf leichtlösliche Kohlenhydrate zu einem gewissen Zeitpunkt abzielte (vgl. S. 162), wurde der Rohrzucker in der Probelösung durch 3minutiges Kochen nach Zusatz von 1 ccm 0,2 n HCl invertiert, worauf Neutralisierung mit 1 ccm 0,2 n NaOH erfolgte. — Die Analyse selbst wurde gänzlich nach den Analysenvorschriften durchgeführt, wobei besonders darauf geachtet wurde, dass die Probelösungen alkalisch reagierten. — Für Kontrollanalysen, durchgeführt während der eigentlichen Vegetationsperiode (vgl. S. 163), wurde Shaffer & Hartmanns (1921) Zuckerbestimmungsmethode herangezogen (modifiziert von T. Philipson; s. Burström 1941, S. 266). In diesem Falle wurden zuerst die löslichen Eiweissstoffe mit $HgNO_3$ und dann das Quecksilber mit NaCl gefällt (s. Langlet 1936, S. 274, 437).

Kohlenstoff wurde nach der Methode bestimmt, die von Balks (1924) beschrieben wurde. Um mit Gewissheit vollständige Verbrennung von CO zu erreichen, wurde nach dem Zersetzungskolben ein mit einem Pt-Drahtnetz versehenes Quarzrohr eingeschaltet, das bis zur Rotglut mit einem Flachbrenner erhitzt wurde, eine Vorsichtsmassregel, die im Chemischen Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule Schwedens üblich ist.

2. Hatchs Theorie über die Ursachen der Mykorrhizabildung, geprüft auf schwedischen Humusformen.

Hatchs Theorie (1937), dass sich bei Kiefer Mykorrhiza bilde, wenn in der Pflanze relativer Mangel an einem oder mehreren der Elemente Stickstoff, Phosphor, Kalium oder Kalzium herrscht, und zwar weil der Boden selbst nur geringe Mengen dieser Elemente aufweist, gründet sich auf eine Reihe von Versuchen in Töpfen (s. Mitchell 1934) mit vier verschiedenen amerikanischen Erden. Leider werden nur sehr summarische Angaben über die Beschaffenheit dieser Erden angeführt (l. c., S. 131—132). Nach ihrer Herkunft werden die extremen Erden »Cove« und »Ridge« benannt, und es wird mitgeteilt, dass erstere aus einem Wald mit Laubbäumen und Farnkräutern stammt, wo sich eine dünne, mullartige Humusdecke vorfand, und letztere aus einem Wald mit reichem Vorkommen von *Vaccinium* auf Rohhumusboden. Nur über den Stickstoffgehalt werden chemische Analysen angegeben, woraus sich folgende Daten anführen lassen:

	»Cove«	»Ridge«
NH_3-N mg/kg Erde	210	113
NO_3-N do.	274	195
N_{tot} do.	3 795	2 015

Im übrigen wird bloss erwähnt (l. c., S. 71), dass alle Versuchserden relativ arm an Phosphor, aber ziemlich reich an Kalium und Kalzium waren.

Die Versuchsresultate scheinen HATCHS Theorie kaum zu bestätigen. Man kann die Anzahl »mycorrhizal points« wohl kaum mit Sicherheit für grösser bei Pflanzen in der »Ridge«-Erde nach Zusatz von den Nährlösungen »—N«, »—N—P«, »—N—K« und »—N—Ca« betrachten, als bei Zusatz von einer Lösung, die N, P, K und Ca enthält (l. c., S. 75). Wird die Mykorrhizafrequenz in Prozenten ausgedrückt — womit sich wohl das richtigste Bild der Mykorrhizaentwicklung gibt — so stimmen bloss die Zahlen für die »Cove«-Erde mit jener Deutung überein, zu der HATCH auf Grund seiner Versuchsergebnisse kommt, während die Zahlen für die »Ridge«-Erde überhaupt keinen Unterschied in der Frequenz der Mykorrhiza nach Zusatz verschiedener Nährlösungen aufweisen, und die Zahlen für die anderen untersuchten Erden der vorgebrachten Erklärung teilweise sogar zu widersprechen scheinen.

Mit diesen Verhältnissen als Ausgangspunkt schien eine nähere Prüfung von HATCHS Theorie in bezug auf einige schwedische Walderden verschiedener Beschaffenheit von Interesse zu sein. Im Sommer 1938 wurde ein vorbereitender Versuch in Töpfen mit Kiefernpflänzchen in drei von einander abweichenden Walderden **K**, **N** und **F** sowie auch in Sand (**S**) allein angeordnet (s. Fig. 17 und 18); hinzugesetzt wurde die früher (S. 67) erwähnte Nährlösung A, allerdings in $2\,^1/_2$facher Menge, weiter dieselbe Lösung, doch je ohne N, bzw. ohne N und P, ohne N und K oder ohne N und Ca (vgl. S. 73). Aus dem Versuch ging hervor, dass die Mykorrhizafrequenz etwas niedriger wurde bei Zufuhr der Nährlösung A, als wenn Stickstoff allein oder nebst einem anderen der genannten Elemente in der Nährlösung fehlte, aber irgendwelche grösseren Unterschiede konnten im übrigen nicht festgestellt werden.

Um näher zu untersuchen, wie weit die innere Konzentration verschiedener Elemente in den Pflanzen die Mykorrhizabildung beeinflussen könnte, wie HATCH behauptet (l. c., S. 99), wurden Pflanzen in Quarzsand aufgezogen und ihnen die eben erwähnten Nährlösungen zugeführt, jedoch diesmal in halb so langer Zeitspanne, worauf die Pflänzchen Ende Juli in die Erden **K**, **N**, **F** und **S** umgesetzt wurden. Chemische Analysen zeigten, dass die Pflanzen im Quarzsand im grossen ganzen die einzelnen Stoffe proportional den zugeführten Mengen aufgenommen hatten. Als die Wurzeln der Pflänzchen nach dem Umsetzen mit mykorrhizabildenden Pilzen in Berührung kamen, war also die innere Konzentration von N, P, K und Ca in

diesen Pflanzen verschieden. Die Pflänzchen — die nach dem Umsetzen bloss mit destilliertem Wasser begossen wurden — entwickelten sich indessen im allgemeinen auf dieselbe Weise wie die, welche die ganze Vegetationsperiode lang in Erde kultiviert worden waren, und auch die Mykorrhiza trat in beiden Fällen gleichartig auf. Der Gehalt an verschiedenen Nährstoffen in den Pflanzen am Ende des Versuchs war auch ungefähr derselbe wie bei den nicht umgesetzten Pflänzchen. Aus den Vorversuchen ergab sich also, dass bedeutend stärkere Nährlösungen verwendet werden müssten, um in den geprüften Humusformen eventuell deutliche Ergebnisse nach der Versuchsmethodik zu erhalten, deren sich HATCH bediente.

Versuch 1. Prüfung von HATCHS Theorie. (1939)

Versuchsanordnung. Die Zusammensetzung der für den Versuch verwendeten Nährlösung (Nährlösung B) geht aus Tab. 22 hervor. Durch Zufuhr dieser Nährlösung (125 ccm je Versuchsgefäss 24mal während des Som-

Tabelle 22.

Nährlösung B. Versuch 1.

	mg/Liter Nährlösung	mg je Topf	mg je Pflanze			
			N	P	K	Ca
NH_4NO_3	856,8	2 570,4	30,0			
H_3PO_4	1 601,6	4 804,8		50,7		
KCl	1 219,0	3 657,0			63,8	
$CaCl_2$	2 016,8	6 050,4				72,6
$MgSO_4+7\,H_2O$	2 966,7	8 900,0				
Ferricitrat	33,3	100,0				

mers, vgl. S. 67) erhielt jede Pflanze eine ungefähr 5mal so grosse Menge der verschiedenen Stoffe als bei MITCHELLS (1934) Humusversuchen. Die Stickstoffmenge wurde sogar ungefähr 8mal so gross gewählt, in Übereinstimmung mit den Erfahrungen, die in früheren Jahren gemacht worden waren (MITCHELL 1939; BJÖRKMAN 1940). Anderen Töpfen wurde Nährlösung B zugesetzt, aus der entweder NH_4NO_3 oder H_3PO_4 oder NH_4NO_3 und H_3PO_4 oder KCl oder $CaCl_2$ (bzw. »—N«, »—P«, »—N—P«, »—K« und »—Ca«) ausgelassen worden war.

Für den Versuch wurden MITSCHERLICH-Gefässe benutzt, die im MÖLLER-Gewächshaus aufgestellt wurden. Als Versuchserden wurden Rohhumus **K**, Rohhumus **D** und Mull **M** verwendet (vgl. Fig. 17 und 18).

Versuchsergebnisse. Fig. 20 zeigt, dass Zusatz von Nährlösung B einen sehr stark wachstumsfördernden Einfluss auf die Entwicklung der Pflänzchen ausübte, besonders im Rohhumus **K**. Fehlte Stickstoff in der Nährlösung (»—N«), so war das Wachstum trotzdem gut, ausser in der **K**-Erde, wo der Mangel an löslichem Stickstoff sichtlich einen begrenzenden

Faktor darstellte. Fehlte in der Nährlösung dagegen leichtzugänglicher Phosphor (»—P«), so wurden die Pflänzchen in der K-Erde trotzdem ebenso kräftig wie nach Zufuhr von Nährlösung B, in der D- und der M-Erde aber kaum stärker, als wenn sie nur destilliertes Wasser erhalten hatten. Fehlten sowohl Stickstoff als auch Phosphor in der zugeführten Nährlösung (»—N—P«), so wurden die Pflanzen merkwürdigerweise in der K-Erde kräftiger, als wenn bloss Stickstoff in der Nährlösung fehlte. Durch Ausschluss von Kalium in der Nährlösung wurde die Pflanzenentwicklung in keiner der Erden beeinflusst; das war indessen der Fall, wenn Kalzium fehlte. Sehr stark trat dieser Effekt im Mull M hervor, wo die Pflänzchen sogar gelbgrün wurden und sich bedeutend schlechter entwickelten, als wenn bloss destilliertes Wasser zugeführt wurde (s. Fig. 20). Wahrscheinlich lag hier ein Fall von allzu starkem Übergewicht des K oder des Mg im Verhältnis zum Ca im Substrat vor (vgl. Lundegårdh 1932).

Die ausgeführten Berechnungen des mittleren Fehlers (vgl. S. 96) zeigten, dass die Trockengewichte bei Pflanzen in Parallelgefässen in sämtlichen Fällen sehr gut mit einander übereinstimmten.

Was die Mykorrhizabildung betrifft, so wurden besonders deutliche Ergebnisse erzielt. Eine Zufuhr von Nährlösung B führte vollständiges Ausbleiben der Mykorrhizabildung mit sich (in der K-Erde nicht ganz), und dasselbe traf auch ein, wenn der Nährlösung Kalium oder Kalzium fehlte (»—K«, »—Ca«). Fehlte der Phosphor in der zugeführten Lösung, so war die Mykorrhizabildung auch stark unterdrückt oder blieb gänzlich aus (Mull M). Kam aber Stickstoff in der zugeführten Lösung nicht vor, so bildete sich Mykorrhiza in ungefähr gleicher Frequenz aus wie bei blosser Zufuhr von destilliertem Wasser.

Die auftretenden Mykorrhizen waren in allen Versuchserden von sehr einheitlichem Typ. Im Rohhumus K waren sie in der Regel stark verzweigt und mit einem ziemlich dünnen (10—20 μ), dunkelbraunen Mantel mit rauher Oberfläche versehen. Auf einigen untersuchten Präparaten wurde eine deutliche intrazellulare Infektion des Typs wahrgenommen, der in Fig. 5 abgebildet ist. Bei Zusatz von Nährlösung B waren ungefähr 95 % der Kurzwurzeln hellbraun und im allgemeinen reichlich mit Wurzelhaaren versehen. An einigen untersuchten Schnitten durch solche Kurzwurzeln konnten keine parasitischen Myzelien vom *M. R. atrovirens*-Typ in den Rindenzellen beobachtet werden, weswegen es wahrscheinlich ist, dass diese Kurzwurzeln zumindest in einem gewissen Ausmasse gänzlich uninfiziert waren. Im Rohhumus D waren die Mykorrhizen von den Typen, die auf S. 111 beschrieben werden. Bei Zusatz von Nährlösung B wurden die Mykorrhizen heller und gingen ohne scharfe Grenze in Pseudomykorrhizen über. Was schliesslich den Mull (M) betrifft, so waren

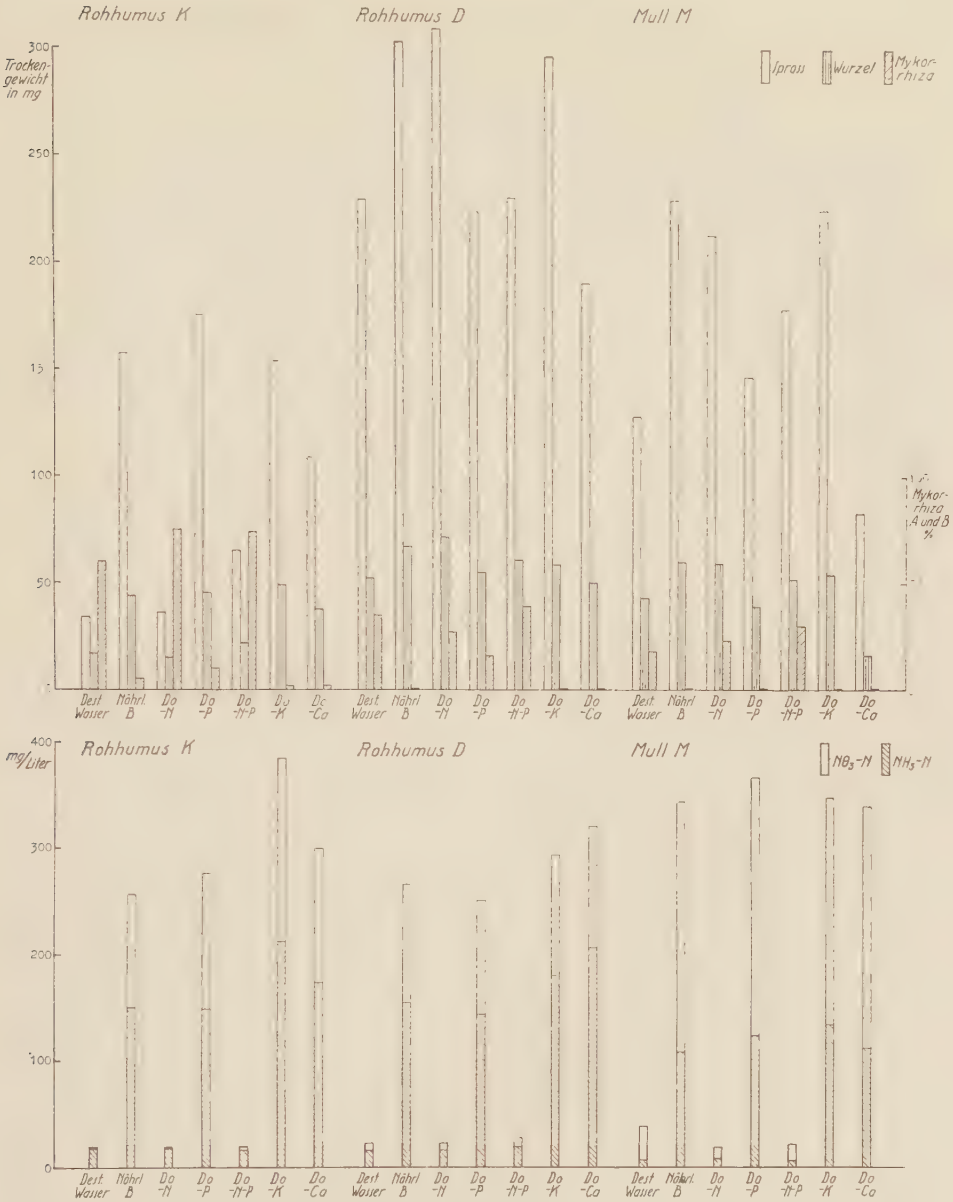


Fig. 20. Wachstum und Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern, aufgezogen in verschiedenen Humusformen bei Zusatz von Nährlösungen (oben) und Ammoniak- und Nitratstickstoff in den Versuchserden am Ende des Versuchs (unten). Versuch 1.

die Mykorrhizen dort sehr spärlich und öfters als *B*-Mykorrhizen mit hellbraunem, 15—20 μ dickem Mantel mit sich verdünnendem Hartigschen Netz entwickelt. Im übrigen wiesen die Kurzwurzeln in der Regel keine

Wurzelhaare auf und dürften durchgehend als Pseudomykorrhizen ausgebildet gewesen sein. Bei Zusatz von Nährlösung, die Stickstoff enthielt, kamen ausschliesslich Pseudomykorrhizen vor.

In diesem Versuch scheint vor allem der Stickstoffaktor die Mykorrhizabildung geregelt zu haben. Bei Abwesenheit des Stickstoffs in der zugeführten Nährlösung bildete sich Mykorrhiza. Da früher festgestellt wurde, dass die Mykorrhiza in Erden, reich an leichtzugänglichem Stickstoff, üppig entwickelt sein kann, war daher eine Analyse des in den Versuchsgefässen zurückbleibenden löslichen Stickstoffs am Ende des Versuches angebracht. Da auch der Phosphorfaktor eine Sonderstellung einzunehmen schien, indem die Abwesenheit von Phosphorsäure in der Nährlösung in gewissen Fällen (s. Fig. 20) den hemmenden Effekt des Stickstoffs bei der Mykorrhizabildung mildern konnte, wurde auch der Gehalt an löslicher Phosphorsäure am Ende des Versuchs in den verschiedenen Erden geprüft. Aus den chemischen Analysen ergibt sich (Fig. 20), dass der Gehalt an Ammoniak- und Nitratstickstoff in den beiden Rohhumusformen (K und D) insgesamt 250—350 mg per Liter getrockneter (100° C) Erde und im Mull (M) etwa 350 mg betrug. Diese Stickstoffgehalte sind bedeutend höher als jemals in der freien Natur angetroffene, jedoch hatten sie sich bei früheren Versuchen (Björkman 1940, vgl. S. 28—29 und 38) als für die Mykorrhizabildung nicht an und für sich hinderlich erwiesen. In den Fällen, wo sich Stickstoff in der zugeführten Nährlösung nicht vorfand, erwiesen sich die in den Versuchsgefässen zurückgebliebenen Mengen Ammoniak- und Nitratstickstoff als ziemlich klein (20—30 mg per Liter Erde). Ein Vergleich zwischen dem oberen und dem unteren Teil der Fig. 20 zeigt eine besonders ausgeprägte Übereinstimmung zwischen der Mykorrhizafrequenz und dem Gehalt an löslichem Stickstoff im Substrat am Ende des Versuchs. Wenn sich assimilierbarer Stickstoff reichlich vorfand, war die Mykorrhizabildung unterdrückt. Doch kam Mykorrhiza in der Frequenz 16 % im Rohhumus D vor, wenn nur Phosphor in den zugeführten Nährlösungen fehlte, und der Stickstoffzusatz also ebenso gross war wie bei Zusatz von Nährlösung B oder von Nährlösung ohne Kalium oder Kalzium, in welch letzterem Fall die Mykorrhizabildung gänzlich unterdrückt war. — Eine Bestimmung der am Ende des Versuchs zurückgebliebenen leichtlöslichen Phosphorsäure zeigte, wie zu erwarten stand, dass der Gehalt an P_2O_5 sehr hoch war in den Fällen, wo Phosphorsäure zugeführt worden war, aber niedrig, wenn diese in der Nährlösung gefehlt hatte. Das gilt jedoch nicht in gleichem Masse vom Mull (M), wo man den Phosphorsäuregehalt als hoch betrachten kann (ungefähr 200 mg/kg luftgetrocknete Erde, s.

Tab. 23), auch wenn Phosphorsäure in der zugeführten Nährlösung nicht enthalten war.

Tabelle 23.

Leichtlösliche Phosphorsäure (Laktatzahl[1]) am Ende des Versuchs. Versuch 1.

	Dest. Wasser	Nährl. B	Do. —N	Do. —P	Do. —N—P	Do. —K	Do. —Ca
Rohhumus K	6,2	30	26	4,3	5,1	28	36
Rohhumus D	4,6	30	30	4,4	4,3	33	36
Mull M	20	30	30	20	18	28	30

Die Aufnahme verschiedener Nährstoffe in den Versuchspflanzen geht aus Fig. 21 hervor. Was den Stickstoff betrifft, so führte eine Zufuhr dieses Stoffes zu dem an löslichem Stickstoff armen Rohhumus K eine kräftige Vermehrung des Stickstoffgehalts der Pflanzen mit sich, während in den beiden anderen Erden Zufuhr von Nährlösung mit reichlichem Stickstoff den Endgehalt der Pflanzen an Stickstoff nicht beeinflusste. Was die übrigen Nährstoffe betrifft, so konnten bloss kleine Variationen in der internen Konzentration der Pflanzen festgestellt werden. In den D- und M-Erden hielten sich die P-, K- und Ca-Konzentrationen im grossen ganzen konstant und waren vom Nährzusatz unabhängig.

Zusammenfassend dürfte man über die Ergebnisse der Versuche sagen können: Hatchs Theorie, dass der Mangel an einem oder mehreren der Elemente Stickstoff, Phosphor, Kalium oder Kalzium die Mykorrhizabildung begünstige, hat sich nicht bestätigt. Es scheint klar zu sein, dass die innere Konzentration an Stickstoff, Phosphor, Kalium und Kalzium an und für sich nicht, wie es Hatch behauptet, die Mykorrhizabildung regeln kann. Ausser durch die angeführten Beispiele kann diese Schlussfolgerung durch einen Vergleich zwischen der relativ kräftigen Mykorrhizabildung im Rohhumus D nach Zusatz der Nährlösung »—N—P« (Durchschnittswert 39 %) und dem totalen Fehlen von Mykorrhiza nach Zusatz von Nährlösung B bewiesen werden, obwohl der innere Gehalt an allen nach Hatch entscheidenden Stoffen in beiden Fällen ungefähr gleich war (s. Fig. 21). Vergleicht man dieselben Versuchsserien in Hinsicht auf die zurückgebliebene Menge löslichen Stickstoffs im Substrat am Ende des Versuchs, so fin-

[1] Gelöste Phosphorsäure in mg P_2O_5 je 100 g lufttrockener Feinerde.

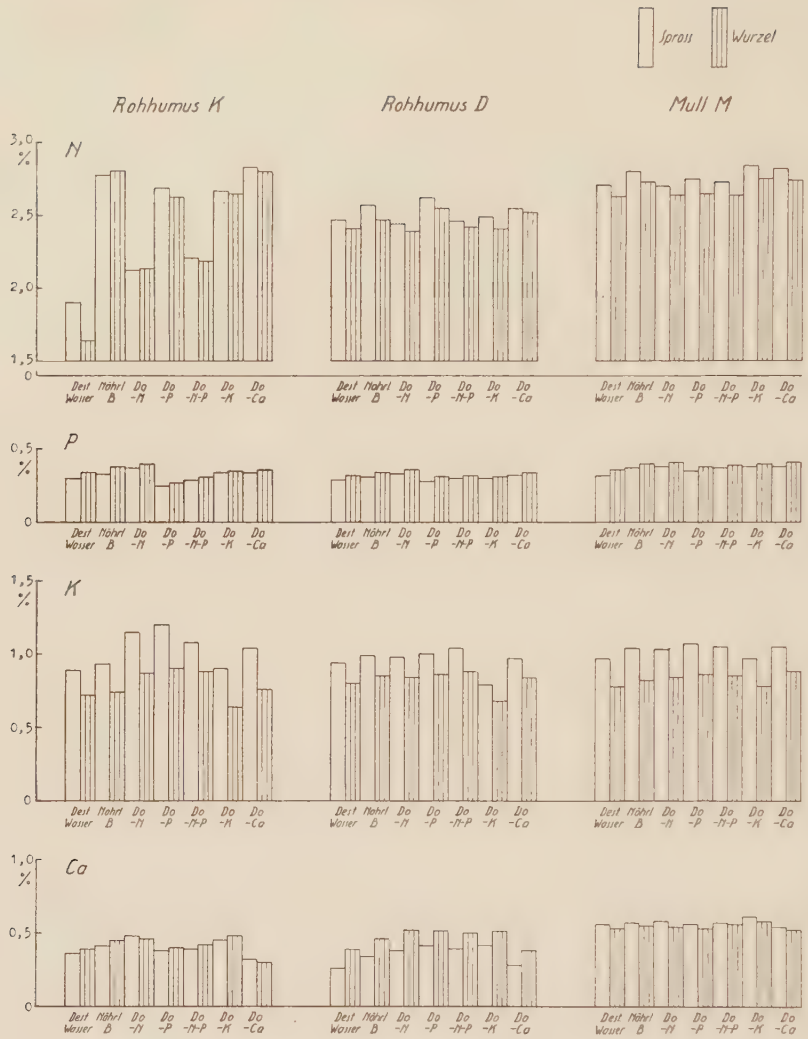


Fig. 21. Stickstoff, Phosphor, Kalium und Kalzium in einjährigen Kiefern (in % des Trockengewichts). Versuch 1.

det man einen sehr grossen Unterschied (28 bzw. 266 mg per Liter Erde, Fig. 20), weswegen es den Anschein hat, als ob die Konzentration von löslichem Stickstoff im Substrat die Mykorrhizabildung auf solche Weise regelt, dass eine niedrige Konzentration die Mykorrhizabildung fördert, eine hohe sie dagegen hemmt. Wie in den folgenden Versuchen näher gezeigt werden soll, ist jedoch der Einfluss der verschiedenen Nährstoffe weit komplizierter; die Mykorrhizabildung wird auch durch andere Faktoren geregelt.

3. Der Einfluss des Lichtes.

Versuch 2. Die Entwicklung der Mykorrhiza bei Kiefer und Fichte in verschiedenen Humusformen bei variierenden Lichtstärken. (1940)

Aus meinen früher erwähnten Studien in der freien Natur hat sich ergeben, dass die Mykorrhizabildung in hohem Grade von der Lichtmenge abhängig ist, deren die Pflanzen und Bäume teilhaftig werden. Durch experimentelle Untersuchungen ist auch konstatiert worden, dass die Einwirkung des Lichtfaktors auf die Mykorrhiza mit der Humusform wechseln kann (Björkman 1940, S. 60—61). Da die früheren Untersuchungen indessen bloss mehr oder minder nahrungsreiche Humusformen betrafen, so war eine Ergänzung der vorhergehenden Versuche unter Verwendung von sowohl nahrungsreichen wie nahrungsarmen Humusformen für die allseitige Erörterung des Problems wünschenswert.

Versuchsanordnung. Der Versuch wurde im Möller-Gewächshaus an »Statens skogsförsöksanstalt« angeordnet, wobei die Pflanzen bei 6, 12, 17, 23 und 49 % Licht aufgezogen wurden. Ausserdem wurden Pflanzen unter freiem Himmel in einem Gitterkäfig aufgezogen, der 76 % der Sonnenstrahlung hindurchliess (vgl. S. 66).

Da frühere Studien, besonders von Gast (1937), gezeigt haben, dass der Gehalt an mobilisierbarem Stickstoff und die Lichtstärke bei ihrem Einfluss auf die Entwicklung der Pflanzen in einer gewissen Beziehung zueinander stehen, so wurden für den Versuch teils Humusformen verwendet, die an löslichem Stickstoff arm waren (V, K, O, s. S. 61), teils solche (H, T, M) ausgewählt, die bei Lagerung eine mehr oder minder lebhafte Nitratbildung aufwiesen (s. Fig. 17). Die Kulturen wurden nur mit destilliertem Wasser begossen.

Von den meisten Erden wurden auch Töpfe mit Pflanzen aus den verschiedenen Beschattungsserien über den Winter aufgespart und erst nächsten Herbst untersucht.

Versuchsergebnisse. Fig. 22 zeigt, dass die Kiefernpflänzchen bei voller Gewächshausbeleuchtung (49 %) in Rohhumus K und Rohhumus O (Trockengewicht Spross + Wurzel bloss ungefähr 40 mg) im Verhältnis zu den Pflanzen in den Humusformen T und M (107,3 und 140,4 mg) sehr schwach entwickelt waren. Die Pflänzchen in der V-Erde waren ebenfalls schwach entwickelt (59,9 mg), während die in der H-Erde bedeutend kräftiger waren (85,3 mg). Entsprechende Wachstumsverhältnisse galten auch für Fichte (Fig. 23), die jedoch durchgehend besser entwickelt war als Kiefer, besonders in den nahrungsreicheren Humusformen T und M.

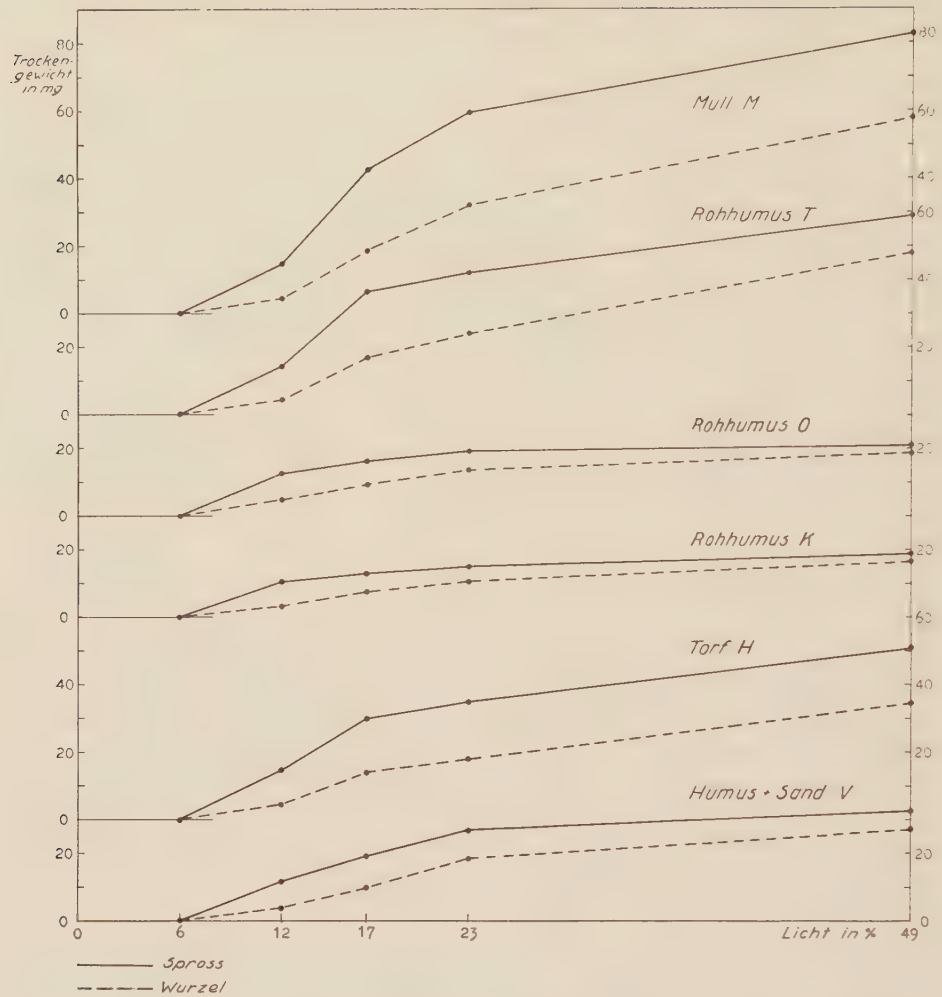


Fig. 22. Wachstum einjähriger Kiefern in verschiedenen Humusformen bei variierenden Lichtstärken. Versuch 2.

Bei sehr starker Beschattung (6 % des Lichtes im Freien) starben alle Kiefernpflänzchen, während die Fichtenpflanzen in den meisten Fällen am Leben blieben (vgl. Fig. 22 und 23). Bei Vermehrung des Lichtes bis auf 12 % blieben sämtliche Kiefernpflänzchen am Leben, waren aber durchgehend schlechter entwickelt als die Fichtenpflanzen. Bei 17 % Licht waren sowohl Kiefern- wie auch Fichtenpflänzchen bedeutend besser entwickelt, besonders in den am stärksten nitrifizierenden Erden H, T und M. Bei 23 % und bis zu 49 % Licht nahm das Wachstum der Pflanzen in diesen Humusformen noch weiterhin kräftig zu. In den Erden

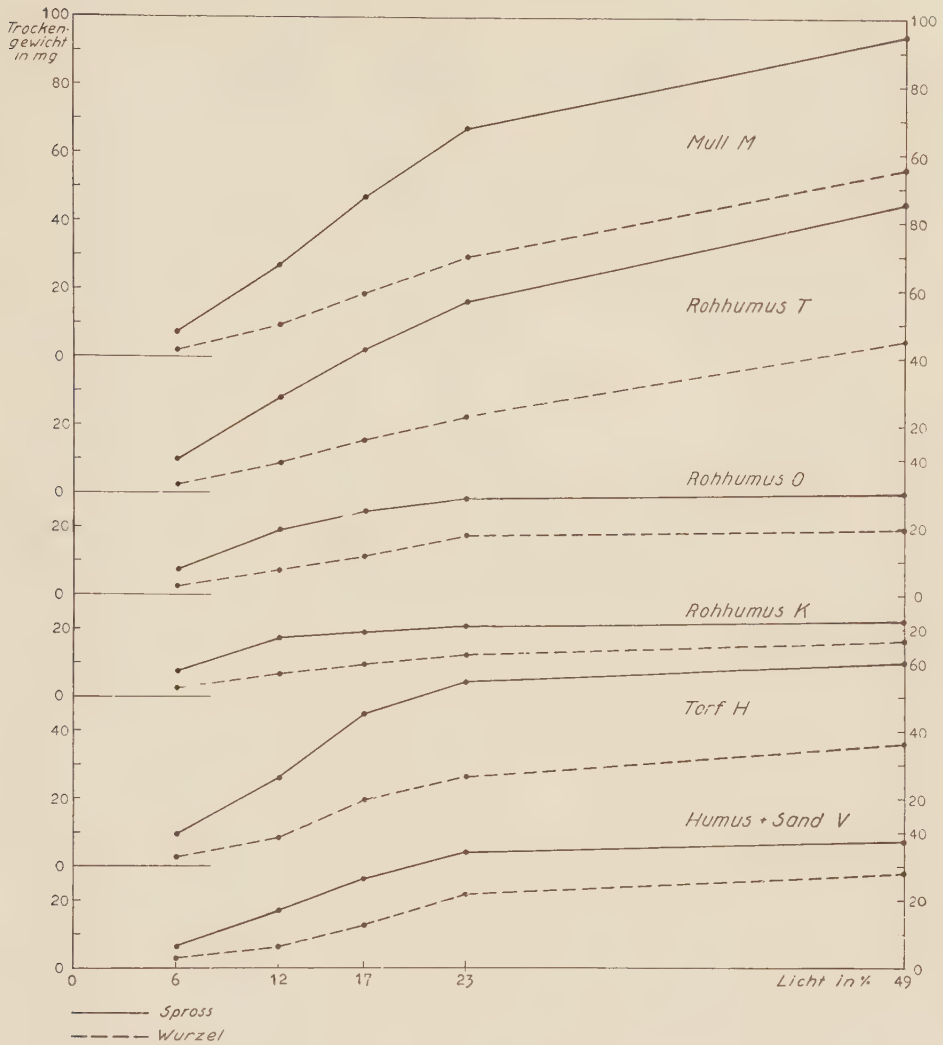


Fig. 23. Wachstum einjähriger Fichten in verschiedenen Humusformen bei variierenden Lichtstärken. Versuch 2.

mit niedriger Stickstoffmobilisierung dagegen stieg das Wachstum bei kräftigerem Licht als 17 % oder 23 % nur äusserst unbedeutend an. Nach allem zu schliessen, wirkte in diesen letzteren Humusformen irgendein Bodenfaktor begrenzend ein. Es scheint, besonders nach Gasts Untersuchungen (1937), sich so zu verhalten, dass dieser begrenzende Bodenfaktor unzureichender Stickstoffgehalt ist. Gast (l. c., S. 609) zeigte nämlich, dass Kiefernpflänzchen, die in Erde, arm an assimilierbarem Stickstoff, aufgezogen worden waren, mit wachsender Lichtstärke

Fig. 24. Einjährige Fichten, aufgezogen bei verschiedenen Lichtstärken im Rohhumus K und Mull M. 1/4 nat. Grösse. Versuch 2.

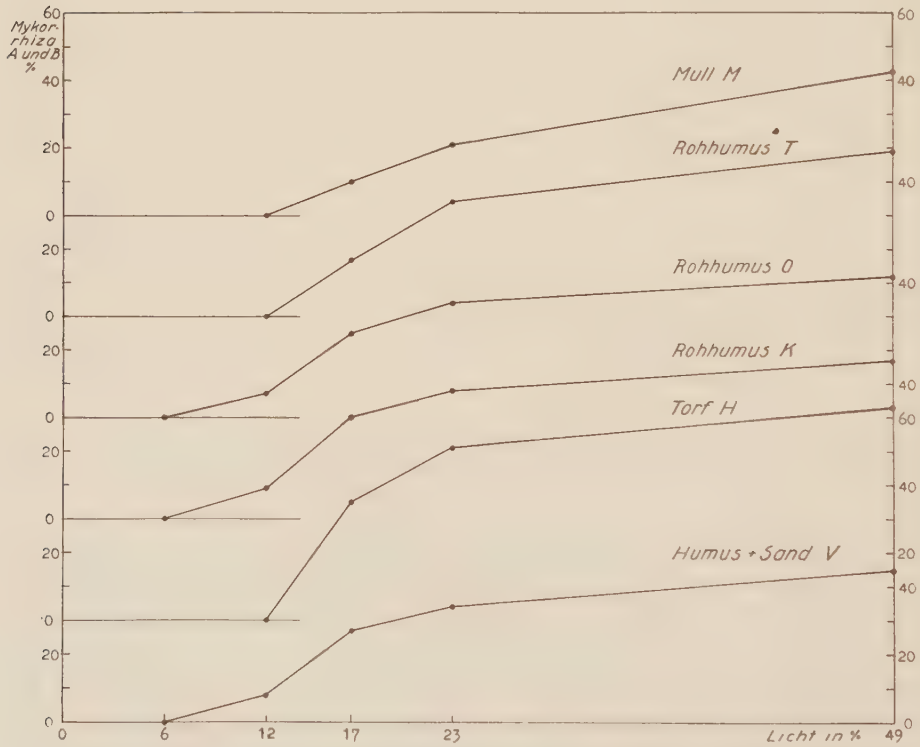


Fig. 25. Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern in verschiedenen Humusformen bei variierenden Lichtstärken. Versuch 2.

im Trockengewicht zunahmen, sich jedoch einem oberen Grenzwert näherten, der umso niedriger war, je geringer die Stickstoffmobilisierung war. Das Trockengewicht der Pflanzen bei schwachen Lichtstärken war somit sowohl in GASTS Untersuchung wie auch im vorliegenden Versuch in Humusformen mit kräftiger Stickstoffmobilisierung durchgehend höher als in Erden mit schwacher Ammoniak- und Nitratbildung (besonders deutlich bei Fichte, s. Fig. 23). Dieser Umstand scheint zu beweisen, dass reichlicheres Vorkommen an leichtlöslichem Stickstoff im Substrat eine effektivere Verwertung des Lichts bei schwachen Beleuchtungsstärken mit sich führen kann.

Was die Entwicklung der Pflanzen betrifft, so ist im übrigen in diesem Zusammenhang das Verhältnis zwischen der Ausbildung des Sprosses und der der Wurzel von Interesse. Es ist eine alte Erfahrung, dass in nahrungsreichen Humusformen der Spross im Verhältnis zur Wurzel kräftiger entwickelt ist als in nahrungsärmeren (s. z. B. BENECKE & JOST 1924, S. 160). Diese Tatsache tritt auch im vorliegenden Versuch mit Kiefer und Fichte deutlich hervor. Indessen beeinflusst auch die Lichtstärke kräftig die Entwicklung des Wurzelsystems, was für Kiefernpflänzchen besonders von GAST nachgewiesen wurde. So entwickeln sich bei Kiefernpflanzen, aufge-

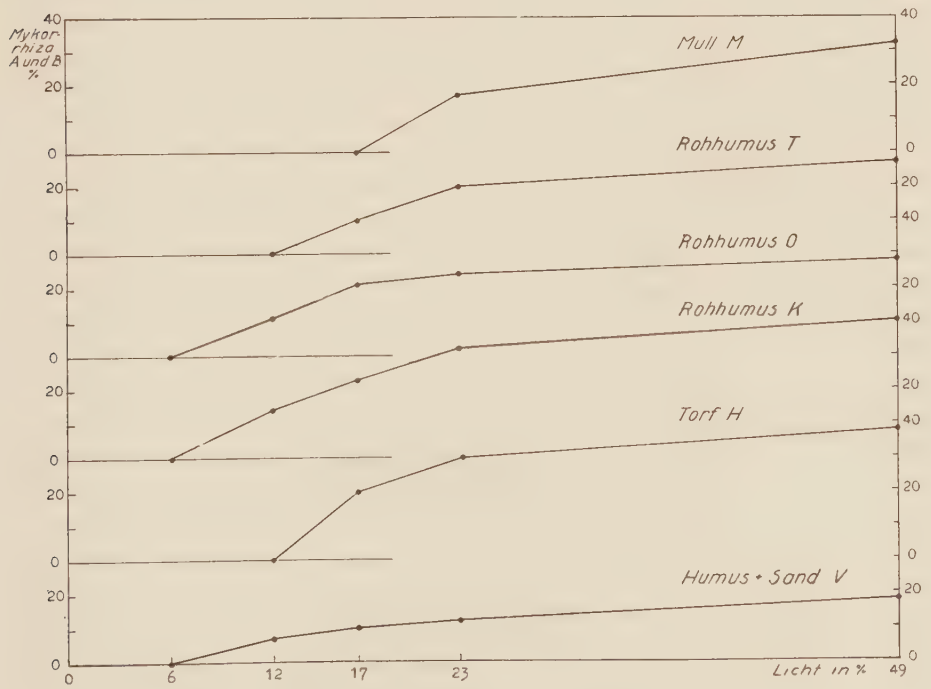


Fig. 26. Mykorrhizaentwicklung einjähriger Fichten in verschiedenen Humusformen bei variierenden Lichtstärken. Versuch 2.

zogen bei 6 % des vollen Tageslichts, überhaupt keine Seitenwurzeln (vgl. BJÖRKMAN 1940, S. 37—40). Bei 12 % Licht war die Wurzelentwicklung auch immer sehr gering. Erst bei 25 % des vollen Lichts zeigte sich der Einfluss des Bodens. Das Verhältnis zwischen dem Trockengewicht der oberirdischen und dem der unterirdischen Pflanzenteile sinkt schnell von etwa 10 bei 6 % Licht auf etwa 5 bei 12 %, 2 bis 3 bei 25 % und noch tiefer bei etwa 50 % Licht (GAST 1937, Fig. 8, S. 616). In den vorliegenden Versuchen tritt dieselbe Tendenz mit grosser Deutlichkeit auf (vgl. Fig. 22 und 23).

Die Ausbildung der Mykorrhiza in den verschiedenen Versuchserden bei wechselnden Lichtstärken wird in Fig. 25 und 26 anschaulich gemacht.[1] Wie schon in einer früheren Untersuchung (BJÖRKMAN 1940) zeigte sich die Mykorrhiza im grossen ganzen bei 23 % Licht ebenso gut entwickelt wie bei 49 % und zwar sowohl bei Kiefern- wie auch bei Fichtenpflanzen. Anderseits traten bei 6 % Licht in keinem Falle Mykorrhizen auf. Bei 12 % Licht kam Mykorrhiza bloss in den K- und O-Erden sowie (bei Kiefer) in der V-Erde vor. Bei 17 % Licht zeigte sich Mykorrhiza in allen Erden ausser bei den Fichtenpflänzchen im Mull M. Bis zu 23 % Belichtung stieg die Mykorrhizafrequenz an, nahm dagegen in den meisten Fällen bei einer weiteren Steigerung der Lichtstärke bis zu 49 % nur unbedeutend zu, am kräftigsten in den Erden, die sehr reich waren an assimilierbarem Stickstoff. Drückt man die Mykorrhizahäufigkeit in der Anzahl Mykorrhizen je Pflanze aus, so findet man aber, dass eine kräftige Vermehrung auch zwischen 23 % und 49 % Belichtung auftrat.

Ein Vergleich des prozentualen Vorkommens der Mykorrhiza bei Kiefer und Fichte zeigt durchgehend in allen untersuchten Humusformen schlechtere Mykorrhiza bei Fichte. Im Zusammenhang damit kann auch hervorgehoben werden, dass Wurzelhaare bei Fichte viel zahlreicher zu sein scheinen als bei Kiefer. In dem Masse, als sich bei 12 % Beleuchtung Mykorrhiza überhaupt bilden kann, findet man, dass ihre Frequenz bei dieser Lichtstärke bei Fichte höher ist als bei Kiefer. Auf Grund dessen irgendwelche Schlüsse zu ziehen, dürfte jedoch schwierig sein. Jedenfalls scheint die Mykorrhizabildung aber in allen Erden bei Kiefer und Fichte in hohem Grade von der Lichtmenge abhängig zu sein, die den Pflänzchen zugute kommt. Wie schon früher hervorgehoben wurde (BJÖRKMAN 1940), erinnert die Abhängigkeit der Mykorrhizabildung

[1] Die Pflanzen, die in den gleichen Erden unter freiem Himmel aufgezogen worden waren, wiesen in bezug auf die Entwicklung der Mykorrhiza keine wesentlichen Unterschiede auf, verglichen mit den bei 49 % Licht aufgewachsenen, ebensowenig wie jene Pflanzen, die zwei Vegetationsperioden lang kultiviert worden waren, weswegen hier keinerlei Sonderangaben darüber angeführt werden.

vom Lichtfaktor in hohem Grade an jene, in der die Kohlensäureassimilation zu diesem Faktor steht. Besonders der Verlauf der Assimilationskurven für Fichtennadeln (Stålfelt 1924) stimmt auffallend mit den Kurven für die Abhängigkeit der Mykorrhiza vom Lichte überein (Fig. 25 und 26), besonders dadurch, dass entweder die ganze oder jedenfalls die kräftigste Steigerung der Mykorrhizafrequenz (ausgedrückt in %) bei Lichtstärken eintritt, die weniger als $^1/_4$ der vollen Beleuchtung entsprechen. Wie schon in der erwähnten Arbeit hervorgehoben wurde, scheint diese Übereinstimmung dafür zu sprechen, dass ein direkter Zusammenhang zwischen Kohlenhydratproduktion und Mykorrhizabildung besteht. Doch zeigt der vorliegende Versuch, dass die Verhältnisse komplizierter sein dürften, da sich in gewissen Erden bei niedrigen Lichtstärken keine Mykorrhiza entwickelt, während in anderen bei derselben Beleuchtung eine relativ gute Mykorrhizabildung vorhanden sein kann. Aus dem Versuch geht hervor, dass die Mykorrhizabildung bei schwacher Beleuchtung am meisten in den an assimilierbarem Stickstoff reicheren Humusformen erschwert wurde, besonders in der M-Erde, wo die Mykorrhiza bei Fichte sogar bei 17 % Licht gänzlich fehlte. In welchem Masse die Mykorrhiza von einem Zusammenwirken des Stickstoffaktors einerseits mit dem Lichtfaktor anderseits abhängig ist, soll in späteren Versuchen eingehender behandelt werden.

Was das Bild der Mykorrhiza in verschiedenen Erden betrifft, kann erwähnt werden, dass die in der V-Erde häufigste Mykorrhiza dunkelbraun und mit einem dünnen Mantel, ohne ausstrahlende Hyphen, versehen war. Zwischenformen von echten Mykorrhizen und Pseudomykorrhizen waren sehr allgemein, besonders bei stark beschatteten Pflanzen. In der H-Erde waren die Mykorrhizen gewöhnlich kurz, reich verzweigt und mehr oder weniger dunkelbraun. Wurzelhaare kamen bei Kiefer und Fichte nur spärlich vor. In der K-Erde stimmten die Mykorrhizen mit den früher (S. 74) von demselben Boden beschriebenen überein. Bei Pflanzen in starkem Schatten waren die Kurzwurzeln immer mehr oder weniger hellbraun, und die Wurzelhaare nahmen an Häufigkeit zu, wie es in allen untersuchten Humusformen bei geringem Lichtzutritt für gewöhnlich der Fall sein dürfte. Die Mykorrhiza in der O-Erde stimmte völlig mit der in der vorhergehenden Humusform überein. In der T-Erde kamen meist dunkelbraune Mykorrhizen mit ziemlich dickem (15—25 μ) Mantel vor, der eine glatte Oberfläche aufwies. Wurzelhaare kamen bei Kiefer spärlich vor, dagegen reichlich bei Fichte. In der M-Erde schliesslich war die Mykorrhiza von genau demselben Typ, wie er früher beschrieben wurde (S. 75).

Da die Versuche gezeigt haben, welche grosse Rolle der Stickstoff bei der Mykorrhizabildung spielen kann, wurde auch beim vorliegenden Versuch eine Bestimmung jenes Ammoniak- und Nitratstickstoffs ausgeführt, der in den Töpfen am Ende des Versuchs übrig blieb. Tab. 24 zeigt, dass

Tabelle 24.

Ammoniak- und Nitratstickstoff in den verschiedenen Humusformen am Anfang und am Ende des Versuchs. Versuch 2.

Licht	NH_3-N mg/Liter						NO_3-N mg/Liter					
	An-fangs	Am Ende					An-fangs	Am Ende				
		6 %	12 %	17 %	23 %	49 %		6 %	12 %	17 %	23 %	49 %
Humus+Sand V .	2,0	3,2	3,2	2,8	2,5	0	4,5	2,5	2,0	1,7	1,7	0
Rohhumus K . . .	3,1	12,6	10,4	9,2	7,0	5,0	2,1	0	0	0	0	0
Rohhumus O . . .	1,5	27,4	20,3	8,7	10,9	9,7	2,2	1,4	0	0	0	0
Torf H	19,0	8,3	7,2	6,7	4,3	1,0	2,6	13,2	11,3	8,4	9,1	2,8
Rohhumus T . . .	3,7	2,2	2,1	1,9	0,9	1,0	0,7	28,2	29,4	26,7	27,2	23,9
Mull M	10,0	1,7	1,9	1,4	1,0	1,1	2,7	11,5	9,8	9,8	8,5	5,4

die zurückgebliebenen Stickstoffmengen immer in jenen Töpfen am grössten waren, die am stärksten beschattet worden waren, was in Hinsicht auf die in diesen Töpfen schlechtere Pflanzenentwicklung nur natürlich ist. Weiter ergibt sich, dass beim Abbruch des Versuchs NO_3-Stickstoff ziemlich reichlich in der T-Erde übrig war (20—30 mg/Liter). In den beiden Humusformen K und O hatte keinerlei Nitratanreicherung stattgefunden.

Welche Mengen an Stickstoff, Phosphor, Kalium und Kalzium von den Pflanzen in den verschiedenen Erden aufgenommen worden waren, wird in Tab. 25 dargestellt. Aus ihr geht hervor, dass alle diese Stoffe im grossen ganzen in prozentual gleich grossen Mengen aufgenommen wurden, ob nun die Pflanzen beschattet worden waren oder nicht. Die Fichtenpflänzchen scheinen in der Regel mehr als die Kiefernpflänzchen aufgenommen zu haben, zumindest was Phosphor, Kalium und Kalzium betrifft. Der Stickstoffgehalt war in Pflanzen aus den nahrungsreichen Erden (H, T, M) grösser als in denen aus den Erden, die arm waren an leichtlöslichem Stickstoff (V, K, O). Der Phosphorgehalt war auffallend niedrig bei Pflanzen aus dem Torf H, im übrigen aber ziemlich gleich bei allen Pflänzchen (0,3—0,4 % des Trockengewichts), und dasselbe gilt im allgemeinen auch betreffs des Kaliumgehaltes; der Kalziumgehalt war besonders hoch bei den Pflanzen, die im Mull M aufgezogen wurden, und niedrig bei solchen, die im Torf H und Rohhumus O kultiviert worden

Tabelle 25.

Stickstoff, Phosphor, Kalium und Kalzium (in % des Trockengewichts) in einjährigen Kiefern und Fichten, aufgezogen in einigen Humusformen bei verschiedenen Lichtstärken. Versuch 2.

	Kiefer										*Fichte*									
	Spross					Wurzel					Spross					Wurzel				
Licht	6 %	12 %	17 %	23 %	49 %	6 %	12 %	17 %	23 %	49 %	6 %	12 %	17 %	23 %	49 %	6 %	12 %	17 %	23 %	49 %
Humusform																				
N																				
V . . .	—	2,10	2,02	2,00	1,88	—	1,88	1,84	1,86	1,72	2,16	2,12	2,11	2,06	1,84	2,18	2,10	2,16	2,08	1,82
H . . .	—	2,50	2,54	2,57	2,48	—	2,30	2,31	2,37	2,31	2,56	2,54	2,52	2,58	2,51	2,50	2,47	2,49	2,53	2,50
K . . .	—	2,09	2,12	2,10	2,18	—	1,82	1,82	1,85	1,87	1,90	2,18	2,20	2,22	2,16	2,13	2,13	2,16	2,22	2,21
O . . .	—	2,21	2,27	2,21	2,26	—	1,85	2,01	1,98	1,96	2,20	2,26	2,27	2,26	2,24	2,01	2,06	2,02	2,09	2,09
T . . .	—	2,91	2,96	2,94	2,89	—	2,83	2,90	2,88	2,71	2,66	2,64	2,60	2,62	2,58	2,58	2,61	2,76	2,68	2,65
M . . .	—	2,80	2,76	2,74	2,68	—	2,31	2,49	2,46	2,48	2,61	2,56	2,57	2,48	2,44	2,38	2,45	2,41	2,42	2,28
P																				
V . . .	—	0,282	0,280	0,280	0,287	—	0,308	0,309	0,312	0,306	0,319	0,324	0,321	0,316	0,312	0,312	0,314	0,309	0,318	0,298
H . . .	—	0,217	0,222	0,231	0,216	—	0,261	0,272	0,292	0,300	0,234	0,236	0,228	0,236	0,218	0,238	0,247	0,234	0,231	0,222
K . . .		0,301	0,282	0,271	0,282	—	0,315	0,321	0,314	0,302	0,409	0,411	0,412	0,412	0,410	0,364	0,376	0,375	0,392	0,384
O . . .	—	0,341	0,322	0,320	0,309	—	0,351	0,340	0,336	0,341	0,408	0,410	0,403	0,406	0,402	0,370	0,371	0,374	0,393	0,396
T . . .	—	0,335	0,336	0,331	0,294	—	0,340	0,344	0,341	0,311	0,466	0,478	0,476	0,461	0,421	0,436	0,452	0,441	0,452	0,424
M . . .	—	0,327	0,342	0,324	0,316	—	0,328	0,354	0,341	0,334	0,444	0,460	0,432	0,424	0,416	0,420	0,423	0,412	0,398	0,396
K																				
V . . .	—	0,75	0,75	0,76	0,77	—	0,64	0,63	0,63	0,64	0,99	1,02	1,00	1,10	1,09	—	0,87	0,88	0,92	1,00
H . . .	–	0,57	0,56	0,54	0,50	—	0 40	0,42	0,41	0,40	0,59	0,62	0,62	0,66	0,62	—	0,60	0,60	0,61	0,62
K . . .	—	0,75	0,76	0,78	0,78	—	0,48	0,51	0,53	0,54	0,90	1,01	0,92	0,89	0,88	—	0,64	0,66	0,65	0,65
O . . .	—	0,74	0,74	0,78	0,73	—	0,61	0,62	0,56	0,54	0,90	0,88	0,90	0,91	0,89		0,64	0,68	0,68	0,67
T . . .	—	0,87	0,91	0,89	0,86	—	0,65	0,68	0,67	0,64	1,18	1,17	1,21	1,16	1,14	—	0,81	0,84	0,82	0,81
M . . .	—	0,85	0,86	0,83	0,80	—	0,71	0,74	0,72	0,70	1,22	1,24	1,26	1,25	1,21	—	0,91	0,94	0,96	0,86
Ca																				
V . . .	—	0,410	0,406	0,414	0,433	—	0,438	0,478	0,491	0,510	0,751	0,762	0,804	0,796	0,783	—	0,511	0,572	0,571	0,613
H . . .	—	0,360	0,341	0,357	0,351	—	0,402	0,406	0,398	0,401	0,448	0,456	0,472	0,464	0,464	—	0,466	0,484	0,472	0,476
K . . .	–	0,407	0,410	0,404	0,392	—	0,434	0,438	0,435	0,424	0,446	0,447	0,519	0,522	0,526	—	0,536	0,522	0,537	0,514
O . . .	—	0,316	0,322	0,325	0,311	—	0,437	0,437	0,414	0,413	0,579	0,586	0,577	0,523	0,516	—	0,517	0,501	0,541	0,528
T . . .	—	0,479	0,480	0,476	0,482	—	0,524	0,520	0,522	0,541	0,720	0,714	0,695	0,724	0,700	—	0,672	0,687	0,668	0,653
M . . .	—	0,548	0,551	0,536	0,544	—	0,524	0,521	0,502	0,516	0,801	0,827	0,867	0,845	0,866	—	0,616	0,638	0,636	0,653

waren. Zur Frage der Abhängigkeit der Mykorrhizabildung vom Lichte ergaben die chemischen Analysen keinen direkten Beitrag; sie wurden jedoch ausgeführt, um zu erforschen, inwieweit der Lichtfaktor möglicherweise die Nahrungsaufnahme derart beeinflusst, dass sich daraus die ungleiche Ausbildung der Mykorrhiza erklären liesse. Wie bereits erwähnt, zeigen die Analysen aber, dass die Aufnahme von Stickstoff, Phosphor, Kalium und Kalzium bei Pflanzen im selben Boden bei wechselnder Beleuchtung im grossen ganzen konstant waren (vgl. Mitchell 1936).

Der ausgeführte Versuch hat folgendes gezeigt:

1. Fichtenpflanzen entwickelten sich bedeutend besser als Kiefernpflanzen bei schwacher Beleuchtung.

2. Pflanzen in Erden, reich an löslichem Stickstoff, wurden bei schwacher Beleuchtung kräftiger als solche in Erden, die an mobilisierbarem Stickstoff arm waren.

3. In Erden, reich an löslichem Stickstoff, nahm die Pflanzenentwicklung bei erhöhter Lichtmenge zu, bis hinauf zur höchsten untersuchten Lichtstärke (49 % der Strahlung im Freien), in Erden, arm an löslichem Stickstoff, dagegen nur bis zu etwa 23 % des Lichtes, wo die Pflanzen ihre annähernd höchste Entwicklung erreichten.

4. Die Mykorrhizabildung war durchgehend besser bei Kiefer als bei Fichte.

5. Die Mykorrhizabildung war im allgemeinen gleich gut bei 23 % wie bei 49 % und 76 % der Strahlung im Freien.

6. Bei 12 % des Lichts kam Mykorrhiza nur in Erden, arm an leichtzugänglichem Stickstoff vor, nicht aber in Erden, die an löslichem Stickstoff reicher waren.

7. Bei 6 % Beleuchtung bildete sich keine Mykorrhiza.

8. Stickstoff, Phosphor, Kalium und Kalzium wurden von den Pflanzen bei wechselnder Beleuchtung in prozentual gleich grossen Mengen aufgenommen.

4. Der Einfluss von Stickstoff und Phosphor.

Versuch 3. Die Entwicklung der Mykorrhiza bei Kiefer in verschiedenen Humusformen bei stark herabgesetztem Vorkommen löslichen Stickstoffs. (1941)

Untersuchungen von Möller (1903), Melin (1927) und Hatch (1937) haben wahrscheinlich gemacht, dass eine gewisse Menge löslichen Stickstoffs für die Mykorrhizabildung notwendig ist; anderseits aber hat sich auch ergeben, dass eine hohe Konzentration leichtzugänglichen Stick-

stoffs die Entwicklung der Mykorrhiza hemmt (Hatch 1937, Björkman 1940). Söderbaum & Barthel (1924) zeigten, dass ein Zusatz von Sägespänen zu Komposterde den Saatertrag stark herabsetzt; dies beruht darauf, dass bei Sägespanzusatz die zellulosezerstörenden Bakterien im Boden sehr stark in ihrer Entwicklung gefördert werden und mit grosser Intensität den assimilierbaren Stickstoff ausnützen, der dadurch der höheren Vegetation entzogen wird. Der vorliegende Versuch soll klarlegen, inwieweit eine Herabsetzung der Menge löslichen Stickstoffs nach Zusatz von Sägespänen tatsächlich eine Erhöhung der Mykorrhizafrequenz in einer Erde herbeiführt, die sehr reich ist an leichtzugänglichem Stickstoff. Ausserdem soll durch den Versuch die Wirkung einer Stickstoffherabsetzung in einer Walderde studiert werden, die von vornherein arm an löslichem Stickstoff ist. In einem ähnlichen Versuch von Melin und Hatch (vgl. Hatch & Doak 1933) zeigte sich, dass bei Beimischung von Zellulose oder Sägespänen in Rohhumus die Mykorrhizafrequenz kontinuierlich abnahm. — Auch zielte der Versuch in anderer Weise, nämlich durch Zusatz von Glukose, auf eine Herabsetzung des Vorrats an löslichem Stickstoff in einigen Humusformen ab.

Versuchsanordnung. Für die Versuche der ersten Art wurde teils Mull **M** verwendet, der sehr reich an assimilierbarem Stickstoff war, teils der an löslichem Stickstoff arme Rohhumus **K** (s. Fig. 17). Für die Versuche der zweiten Art wurden Rohhumus **K**, Torf **H**, Humus + Sand **V** sowie Rohhumus **D** benutzt. Sägespäne (von Fichte) wurden den Versuchserden im Volumverhältnis 10, 20, 30, 40, 50, 60 und 80 % beigemengt. Hierbei trat im Mull eine p_H-Verschiebung in saurer Richtung und im Rohhumus eine solche in alkalischer Richtung ein (s. Fig. 27). Die Pflanzen wurden in Töpfen aufgezogen, die unter freiem Himmel aufgestellt waren; geerntet wurde erst am Ende der zweiten Vegetationsperiode. Glukose wurde in zwei Konzentrationen auf dieselbe Weise wie die anderen Nährlösungen zugesetzt, nämlich 3 Monate lang zweimal wöchentlich, sodass der Gesamtzusatz 5 g bzw. 25 g je Topf betrug. Betreffs der p_H-Verschiebungen in diesem Falle vgl. Fig. 28. Die Pflanzen des Glukoseversuchs waren im Gewächshaus bei 49 % Licht untergebracht; sie wurden am Schlusse der ersten Vegetationsperiode geerntet.

Versuchsergebnisse. Wie aus Fig. 27 hervorgeht, nahm die Entwicklung der Pflanzen in beiden Versuchserden bereits bei einer Beimischung von 10 Volumprozent Sägespäne beträchtlich ab und ging bei grösserer Sägespanbeimischung noch weiter zurück.

Hinsichtlich der Mykorrhizabildung verhielten sich die beiden Erden verschieden. Im Mull nahm die Mykorrhiza nämlich nach Sägespanbeimengung von 10, 20 und 30 Volumprozent besonders stark zu, ging dann aber bei grösserer Beimischung wieder zurück. Im Rohhumus ging die Mykorrhizafrequenz mit der erhöhten Sägespanmenge stetig

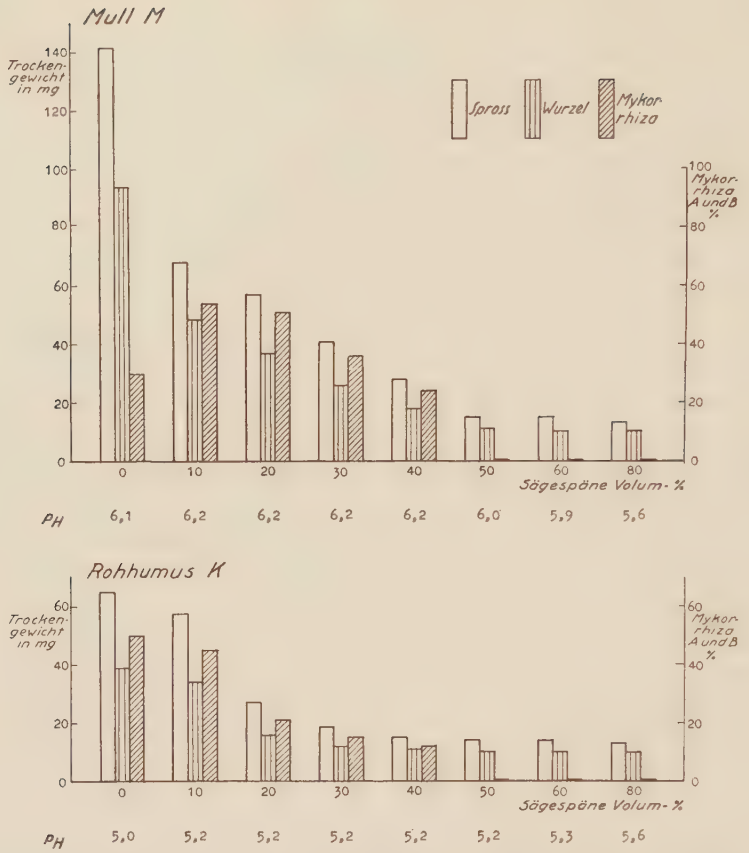


Fig. 27. Wachstum und Mykorrhizaentwicklung zweijähriger Kiefern, aufgezogen im Mull **M** und Rohhumus **K** mit beigemischten Sägespänen. Versuch 3.

herab. In beiden Erden fehlte Mykorrhiza vollständig bei 50 % Sägespanbeimischung. Chemische Analysen ergaben erwartungsgemäss, dass die Menge löslichen Stickstoffs am Ende des Versuchs bedeutend geringer war bei Sägespanbeimischung als nach Zufuhr lediglich von destilliertem Wasser, ferner, dass der ganze lösliche Stickstoff im Mull streng genommen erst bei einer Konzentration von 40 % verschwunden war, im Rohhumus dagegen bereits bei 20 %.

Der Versuch zeigte somit, dass die Mykorrhizafrequenz im Mull bei mässiger Beimengung von Sägespänen zunahm, mit daraus folgender Verminderung des leichtzugänglichen Stickstoffs, entsprechend der theoretischen Erwägung, die dem Versuch zugrunde lag und geprüft werden sollte. Der Umstand, dass die Mykorrhizafrequenz stark herabsank in dem an löslichem Stickstoff armen Rohhumus, ebenso auch im Mull bei sehr starkem Sägespanzusatz, wobei der ganze für die Pflanzen zugängliche

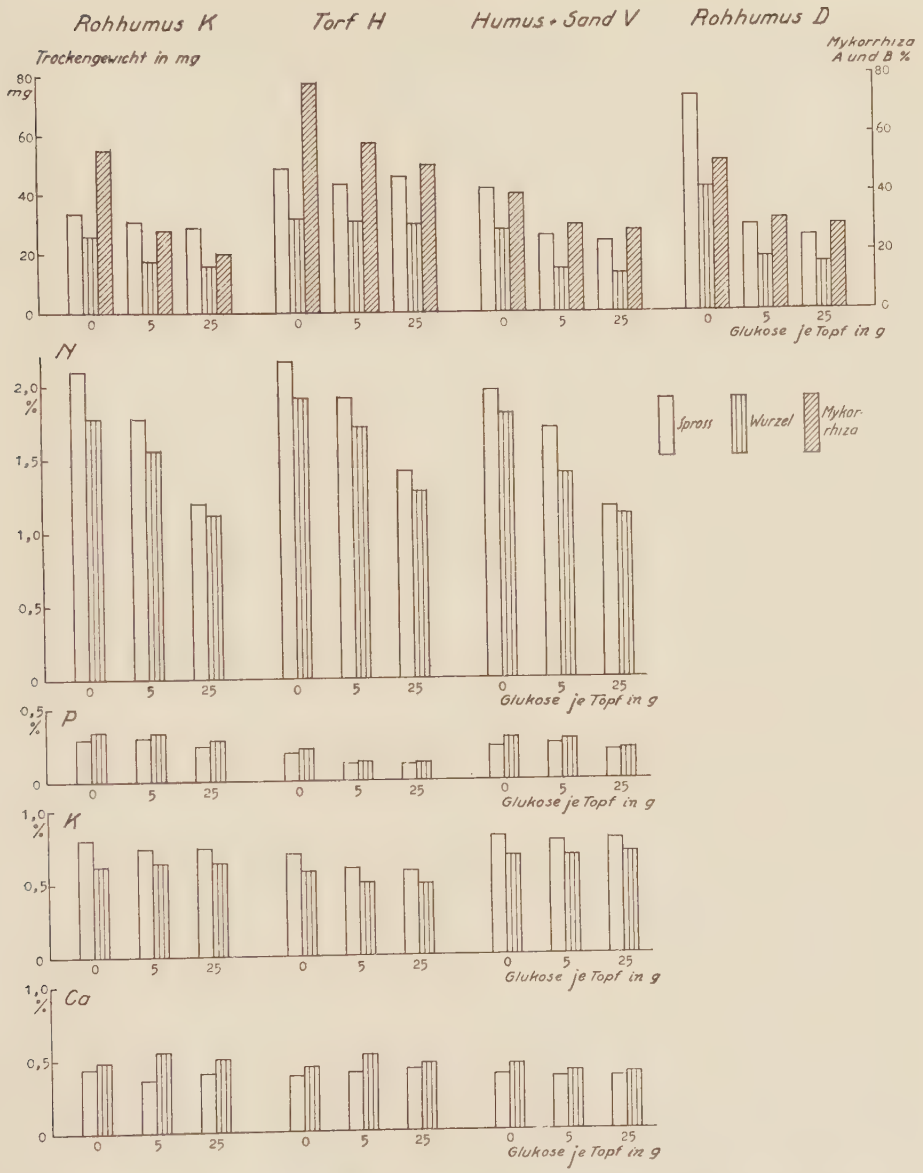


Fig. 28. Wachstum und Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern, aufgezogen in verschiedenen Humusformen bei Zusatz von Glukose. — Gehalt an Stickstoff, Phosphor, Kalium und Kalzium in denselben Pflanzen. Versuch 3.

Stickstoff verbraucht wurde, bestätigt die frühere Erfahrung, dass eine gewisse Menge löslichen Stickstoffs für die Mykorrhizabildung erforderlich ist.

Bei Glukosezusatz zeigte sich in allen Versuchserden eine Abnahme der Pflanzenentwicklung, und dasselbe war auch der Fall mit der Mykorrhizafrequenz. Wie Fig. 28 zeigt, war besonders beim höchsten Zukkerzusatz auch der innere Stickstoffgehalt der Pflanzen unbedeutend im Verhältnis zu dem in den Kontrollpflanzen. Der Gehalt an Phosphor, Kalium und Kalzium hielt sich dagegen im grossen ganzen unverändert. Auch dieser Versuch zeigte also, dass eine gewisse Menge zugänglichen Stickstoffs für die Mykorrhizabildung notwendig ist.

Versuch 4. Die Entwicklung der Mykorrhiza bei Kiefer in verschiedenen Humusformen nach variierendem Zusatz von NH_4NO_3 und H_3PO_4. (1941)

In Versuch 1 wurde gezeigt, dass die Stickstoff- und Phosphorfaktoren wahrscheinlich gemeinsam die Mykorrhizabildung bei Kiefer beeinflussen. Um diese Beeinflussung näher zu beleuchten, wurde der vorliegende Versuch angestellt mit gleichzeitiger Variation der Mengen leichtzugänglichen Stickstoffs und Phosphorsäure. Dabei wurden einige Humusformen angewandt, in denen der Baumwuchs in der freien Natur ziemlich schlecht ist.

Versuchsanordnung. Für den Versuch wurden teils Rohhumus K und Humus + Sand V benutzt, die sehr arm waren an assimilierbarem Stickstoff,

Tabelle 26.

Nährlösungen. Versuch 4.

Versuchs-serie	mg/Liter Nährlösung		mg je Topf		mg je Pflanze	
	NH_4NO_3	H_3PO_4	NH_4NO_3	H_3PO_4	N	P
N_1	285,6	—	714,0	—	10,0	—
N_2	571,2	—	1 428,0	—	20,0	—
N_4	1 142,4	—	2 856,0	—	40,0	—
P_1	—	457,0	—	1 142,5	—	14,5
P_2	—	914,0	—	2 285,0	—	28,9
P_4	—	1 828,0	—	4 570,0	—	57,8
N_1P_1	285,6	457,0	714,0	1 142,5	10,0	14,5
N_1P_2	285,6	914,0	714.0	2 285,0	10.0	28,9
N_1P_4	285,6	1 828,0	714,0	4 570,0	10.0	57,8
N_2P_1	571,2	457,0	1 428,0	1 142,5	20,0	14,5
N_2P_2	571,2	914,0	1 428,0	2 285,0	20,0	28,9
N_2P_4	571,2	1 828,0	1 428,0	4 570,0	20,0	57,8
N_4P_1	1 142,4	457,0	2 856,0	1 142,5	40,0	14,5
N_4P_2	1 142,4	914,0	2 856,0	2 285,0	40,0	28,9
N_4P_4	1 142,4	1 828,0	2 856,0	4 570,0	40,0	57,8

teils Torf H, der reich an löslichem Stickstoff, aber arm an Phosphorsäure war (vgl. Fig. 17). Sämtliche Versuchstöpfe wurden im MÖLLER-Gewächshaus bei 49 % Licht aufgestellt. Die Zusammensetzung der für den Versuch angewendeten Nährlösungen geht aus Tab. 26 hervor. Die Konzentrationen von Stickstoff und Phosphor wurden im Verhältnis 1 : 2 variiert.

Versuchsergebnisse. Wie aus Tab. 27 und Fig. 29[1] hervorgeht, war das Wachstum der Versuchspflanzen im Rohhumus K bei Bewässerung lediglich mit destilliertem Wasser besonders schlecht (vgl. Versuch 1—3). Bei Zusatz von NH_4NO_3 nahmen jedoch die Pflanzen kräftig an Trockengewicht zu. Eine Zufuhr von H_3PO_4 rief dagegen keinerlei Effekt hervor. Bei gleichzeitiger Zufuhr von NH_4NO_3 und H_3PO_4 in wechselnden Kombinationen war das Wachstum der Pflanzen nicht stärker als bei ausschliesslichem Stickstoffzusatz, eher konnte ein gewisser Rückgang im Trockengewicht festgestellt werden. — In der V-Erde reagierten die Pflanzen in gleicher Weise wie im Rohhumus K, wurden aber besonders kräftig bei gleichzeitigem Zusatz von Stickstoff und Phosphor (Fig. 30; vgl. Fig. 36). — In der H-Erde dagegen verhielten sich die Pflänzchen bei Zusatz von NH_4NO_3 und H_3PO_4 genau entgegengesetzt zu denen in den beiden vorgenannten Erden (Tab. 28, Fig. 31 und 32); so beeinflusste ein NH_4NO_3-Zusatz das Wachstum nur unbedeutend, während ein H_3PO_4-Zusatz auch bei der niedrigsten Konzentration einen enormen Effekt auf die Pflanzenentwicklung hatte (Zunahme von 85,4 mg bei Zufuhr von lediglich Wasser zu 290,3 mg in Serie P_1). Bei kombiniertem Zusatz von NH_4NO_3 und H_3PO_4 wurden die Pflanzen noch grösser.

Die Mykorrhizabildung war bei Bewässerung mit destilliertem Wasser in sämtlichen Versuchserden ziemlich gut, am besten in der H-Erde (78 %) und am schlechtesten in der V-Erde (38 %). Bei Zusatz von NH_4NO_3 in den beiden höheren Konzentrationen nahm die Mykorrhizafrequenz in den Erden K und V ab (in der V-Erde trat ein etwas anregender Effekt beim niedrigsten Zusatz auf; vgl. Versuch 6), ging aber in der H-Erde nur äusserst unbedeutend zurück. Die Zufuhr von H_3PO_4 zeigte in der K-Erde und besonders in der V-Erde einen kräftig fördernden Einfluss; in der H-Erde dagegen trat ein Rückgang in der Mykorrhizabildung ein (Fig. 31). Bei gleichzeitiger Zufuhr von NH_4NO_3 konnte bereits bei der niedrigsten Konzentration (Serie N_1P_1) ein ziemlich kräftiger Rückgang der Mykorrhizafrequenz in der K-Erde festgestellt werden (Fig. 29). In der H-Erde war die Verminderung, wie aus Fig. 31 hervorgeht, sogar ausserordentlich stark (von 76 % in Serie N_1 und 68 % in

[1] Die in Kurven dieses Typs angegebenen Werte sind Durchschnittswerte für 2 Paralleltöpfe.

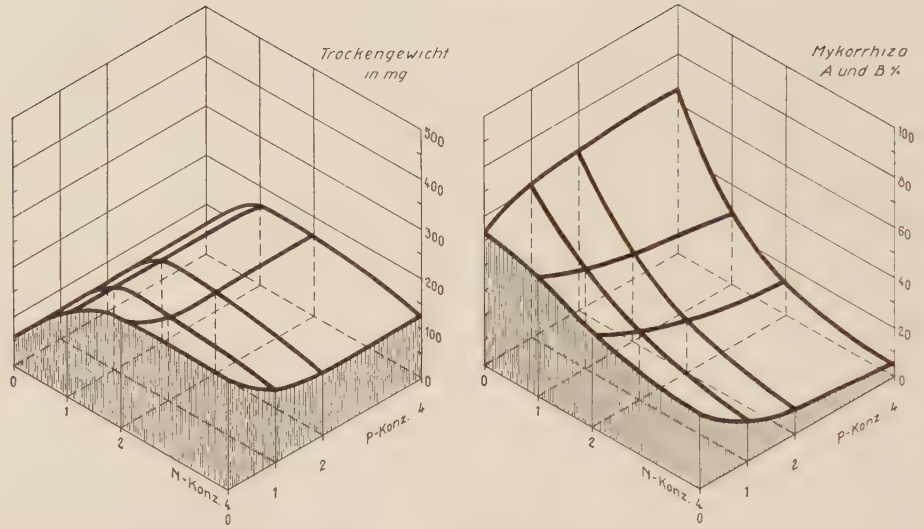


Fig. 29. Wachstum und Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern, aufgezogen im Rohhumus K bei verschiedenem Zusatz von NH_4NO_3 und H_3PO_4. 49 % Licht. Versuch 4.

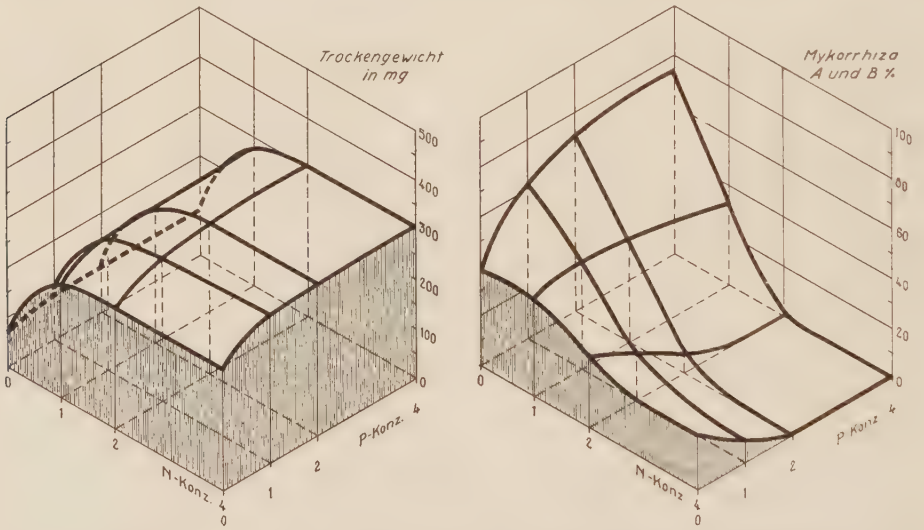


Fig. 30. Wachstum und Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern, aufgezogen im Humus+Sand V bei verschiedenem Zusatz von NH_4NO_3 und H_3PO_4. 49 % Licht. Versuch 4.

Serie P_1 bis hinab zu 18 % in Serie N_1P_1). In der V-Erde blieb jedoch die Mykorrhizafrequenz im grossen ganzen unverändert. Bei gleichzeitigem Zusatz höherer Konzentrationen von NH_4NO_3 und H_3PO_4 ging die Mykorrhizafrequenz in den erstgenannten Erden weiterhin rasch zurück, schliesslich auch in der V-Erde (s. Fig. 30). Die Abnahme der

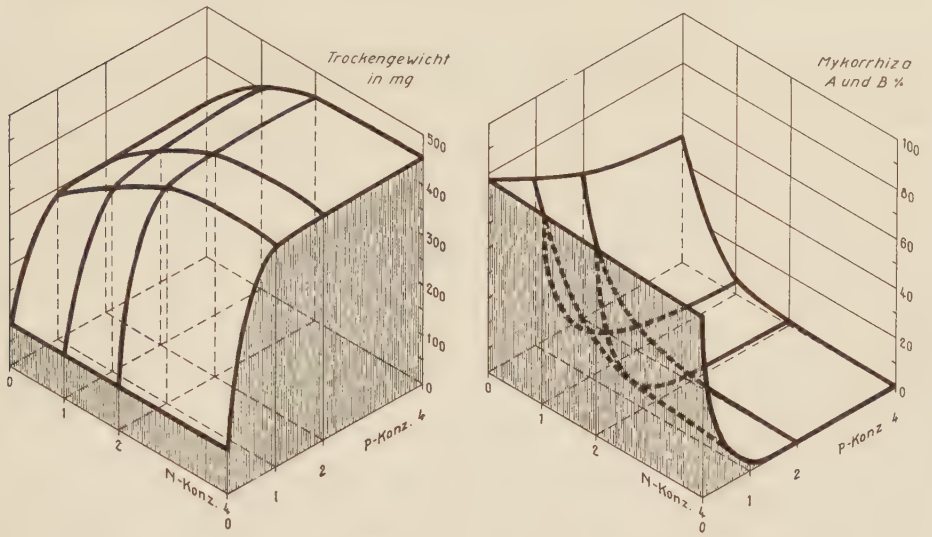


Fig. 31. Wachstum und Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern, aufgezogen im Torf H bei verschiedenem Zusatz von NH_4NO_3 und H_3PO_4. 49 % Licht. Versuch 4.

Mykorrhizafrequenz bei Überernährung mit löslichem Stickstoff und Phosphorsäure war, wie aus den Abbildungen hervorgeht, am geringsten in den Erden V und K und am grössten in der von vornherein an assimilierbarem Stickstoff reichen H-Erde.

Wie Tab. 27—28 zeigen, waren sämtliche Werte hinsichtlich der Pflanzengrösse und Mykorrhizafrequenz im Versuchsmaterial ausserordentlich gleichmässig (vgl. Fig. 36). Aus den durchgeführten Berechnungen des mittleren Fehlers des Durchschnittswertes für jeden Topf innerhalb der gleichen Versuchskombination geht weiterhin hervor, dass der Durchschnittswert des einen Paralleltopfs für Trockengewichte und Mykorrhizafrequenz (bis auf eine Ausnahme, Serie N_2 in der K-Erde, wo die Übereinstimmung auch sonst am schlechtesten war) sich immer innerhalb des Durchschnittswertes $\pm$ dem dreifachen mittleren Fehler des anderen Topfes hielt.

Die Fig. 29—31 verdeutlichen in besonders eindringlicher Weise den oft diskutierten Zusammenhang zwischen Pflanzengrösse und Mykorrhizabildung; es ergab sich eine ziemlich deutliche negative Wechselbeziehung (vgl. Hatch 1937). Kräftige Pflanzen hatten somit im allgemeinen sehr schlechte Mykorrhizabildung, schwache dagegen eine gute. Diese festgestellte negative Korrelation war im Versuchsmaterial jedoch nicht ohne Ausnahme. In der H-Erde war die Mykorrhizafrequenz hoch, sowohl bei sehr kleinen Pflanzen (ausschliesslich mit destilliertem Wasser begossen), wie auch bei ziemlich kräftigen Pflänzchen, denen verschiedene Mengen Phosphorsäure zugeführt worden waren. In den Fällen, wo die My-

Tabelle

Wachstum und Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern, aufgezogen Ver-

	49 % Licht						
	Dest. Wasser	N_1	N_2	N_4	P_1	P_2	P_4
Anzahl untersuchter Pflanzen	24	25	24	24	25	25	24
	23	24	24	24	24	24	25
Trockengewicht des Sprosses in mg	34,8 ± 2,2 [1]	116,2 ± 3,3	167,2 ± 4,5	160,3 ± 4,1	36,4 ± 2,4	30,8 ± 3.0	32,4 ± 2.6
	32,1 ± 1,9	126,6 ± 3,4	150,2 ± 3,6	168,1 ± 4,2	31,4 ± 2,1	36,6 ± 2,4	36,0 ± 2,1
Trockengewicht der Wurzel in mg	27,6 ± 1,8	45,1 ± 2,1	63,6 ± 3,2	55,6 ± 2,9	28,2 ± 1,2	22,1 ± 2,4	23,0 ± 2,0
	24,2 ± 2,0	51,1 ± 2,2	56,4 ± 2,7	63,4 ± 2,7	25,0 ± 2,1	27,7 ± 2,6	27,8 ± 2,3
Verhältnis Spross/Wurzel	1,3	2,6	2,6	2,9	1,3	1,4	1,4
	1,3	2,5	2,7	2,7	1,3	1,3	1,3
Durchschnittslänge des Stengels in mm	40	63	63	62	39	38	37
	38	65	62	62	39	39	38
Durchschnittslänge der Langwurzeln in mm	521	909	950	937	531	611	591
	504	926	931	972	510	632	586
Anzahl Kurzwurzeln je Pflanze	71	141	132	80	74	68	58
	62	150	120	91	76	76	63
Anzahl Nadeln je Pflanze	24	46	48	51	23	23	24
	24	48	50	54	22	24	24
Durchschnittliche Nadellänge in mm	15	26	27	28	15	15	15
	15	27	27	29	14	15	15
A- und *B*-Myk. in % der Kurzwurzeln	50 ± 3,1 [1]	52 ± 3,4	32 ± 3,6	35 ± 2,8	58 ± 2,7	69 ± 3,4	70 ± 2,8
	56 ± 2,6	44 ± 3,1	42 ± 3,4	27 ± 3,0	66 ± 3,1	59 ± 3,2	62 ± 2,7
C-Myk. do.	0	0	0	0	2	0	0
	0	0	0	0	0	0	0
Da-Myk. do.	4	3	3	2	6	7	5
	6	4	5	3	4	5	6
Dn-Myk. do.	7	2	4	1	10	9	8
	3	3	4	2	8	11	10
Pseudomyk. do.	39	43	61	62	24	15	17
	35	49	49	68	22	25	22

korrhizabildung stark unterdrückt worden war oder fehlte, war sowohl löslicher Stickstoff wie auch Phosphorsäure den Pflanzen zugeführt worden, wodurch ihr Wachstum kräftig gefördert wurde. Bei zu geringem Vorkommen von assimilierbarem Stickstoff, wie in den Erden K und V, wirkte ein gleichzeitiger Zusatz von NH_4NO_3 und H_3PO_4 nur in geringerem Grade reduzierend auf die Mykorrhizabildung. Wenn jedoch

[1] Zur Berechnung des mittleren Fehlers des Durchschnittswertes wurde die Formel $\varepsilon = \pm \sqrt{\frac{\Sigma m^2}{n(n-1)}}$ angewendet. Die Variationen sowohl in den Trockengewichtswerten als auch in den Prozentwerten der Mykorrhizafrequenz zeigten eine Verteilung, die ziemlich regelmässig der normalen Wahrscheinlichkeitskurve entsprach.

7.

n Rohhumus K bei verschiedenem Zusatz von NH_4NO_3 und H_3PO_4.
ach 4.

49 % Licht								
N_1P_1	N_1P_2	N_1P_4	N_2P_1	N_2P_2	N_2P_4	N_4P_1	N_4P_2	N_4P_4
24	24	24	24	25	25	25	24	24
23	24	24	24	24	24	24	24	24
120,1±3,4	126,1±3,2	125,2±4,0	110,5±3,1	116,2±2,8	113,5±3,4	101,4±2,6	94,1±4,6	84,1±4,1
117,5±2,3	116,5±3,5	115,6±3,6	114,3±2,9	110,2±3,1	105,9±3,0	108,0±3,4	81,1±4,5	92,3±3,4
52,3±2,1	50,3±2,8	45,6±3,0	48,0±2,4	53,3±2,7	47,3±2,5	37,8±3,1	41,4±3,9	32,4±2,7
47,5±2,3	42,3±2,7	39,0±2,6	55,2±3,1	48,1±2,7	53,1±2,6	45,4±3,0	32,8+3,7	38,4±3,8
2,3	2,5	2,7	2,3	2,2	2,4	2,7	2,3	2,6
2,5	2,8	3,0	2,1	2,3	2,0	2,4	2,5	2,4
61	60	60	61	60	59	59	58	56
60	60	60	62	59	59	60	57	57
892	1 060	930	790	820	751	557	602	542
861	982	886	808	798	723	584	576	568
92	62	41	40	46	39	35	31	16
85	54	36	48	37	28	36	24	19
44	42	36	32	34	31	27	28	27
42	38	35	32	32	32	28	28	28
28	28	27	27	26	24	23	23	22
28	27	26	27	25	24	24	22	22
36±2,9	33±2,5	25±3,4	29±2,1	17±3,4	11±3,2	19±4,0	9±2,6	5±1,6
44±3,3	37±3,4	31±3,7	27±3,1	25±4,1	15±2,7	13±2,9	11±3,4	5±0,9
0	0	0	0	2	0	0	0	0
0	1	0	0	2	0	0	0	0
4	3	3	4	1	2	0	0	0
7	5	2	2	1	1	0	0	0
4	1	2	3	2	1	0	0	0
6	2	2	2	2	0	0	0	0
56	63	70	64	78	86	81	91	95
43	55	65	69	70	84	87	89	95

löslicher Stickstoff im Überschuss vorkam, und Phosphormangel einen begrenzenden Faktor für das Wachstum bildete (wie es nach allem zu schliessen in der H-Erde der Fall war), wirkte selbst ein Zusatz von kleinen Mengen NH_4NO_3 und H_3PO_4 sehr stark reduzierend auf die Mykorrhizabildung.

Das Bild der Mykorrhiza in den verschiedenen untersuchten Erden stimmte vollständig mit den früher beschriebenen Verhältnissen in den betreffenden Humusformen überein (s. S. 85). In Serie N_1 oder P_1 waren in der H-Erde die meisten Kurzwurzeln (im Durchschnitt 76 %, bzw. 68 %) zu gut entwickelten Mykorrhizen von dem Typ umgebildet, wie er in Fig. 33 abgebildet ist, aber in der Kombinationsserie N_1P_1 waren die meisten Kurzwurzeln als Pseudomykorrhizen ausgebildet (Fig. 34).

Tabelle

Wachstum und Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern, aufgezogen

	49 % Licht						
	Dest. Wasser	N_1	N_2	N_4	P_1	P_2	P_4
Anzahl untersuchter Pflanzen	25 23	24 24	24 25	24 23	23 24	24 24	23 24
Trockengewicht des Sprosses in mg	50,4 ± 2,1 55,6 ± 2,4	56,1 ± 2,9 48,1 ± 3,1	59,2 ± 3,0 55,0 ± 2,2	63,7 ± 3,9 58,7 ± 3,1	189,9 ± 4,4 206,1 ± 4,2	208,4 ± 3,6 199,2 ± 4,1	214,3 ± 4,4 203,7 ± 4,7
Trockengewicht der Wurzel in mg	28,1 ± 2,8 36,7 ± 3,0	37,2 ± 3,0 30,0 ± 2,8	32,4 ± 4,1 26,0 ± 2,8	28,5 ± 2,6 24,3 ± 2,4	94,2 ± 2,2 90,4 ± 2,4	97,1 ± 3,1 91,5 ± 3,1	99,1 ± 2,4 93,3 ± 3,2
Verhältnis Spross/Wurzel	1,8 1,5	1,5 1,6	1,8 2,1	2,2 2,4	2,0 2,3	2,1 2,2	2,2 2,2
Durchschnittslänge des Stengels in mm	38 40	40 40	41 40	41 40	78 80	80 77	79 79
Durchschnittslänge der Langwurzeln in mm	620 631	615 594	609 588	600 575	1 210 1 246	1 302 1 248	1 231 1 211
Anzahl Kurzwurzeln je Pflanze	84 91	80 72	86 78	76 69	72 67	65 58	69 61
Anzahl Nadeln je Pflanze	28 30	32 30	32 32	31 30	51 53	54 54	53 52
Durchschnittliche Nadellänge in mm	19 19	20 19	21 20	21 21	31 32	31 31	33 32
A- und *B*-Myk. in % der Kurzwurzeln	80 ± 4,1 76 ± 3,2	71 ± 2,4 81 ± 3,4	78 ± 2,6 70 ± 2,8	76 ± 2,3 70 ± 3,0	71 ± 2,7 65 ± 2,5	56 ± 2,4 60 ± 2,1	47 ± 2,9 55 ± 3,1
C-Myk. do.	3 2	0 0	0 0	0 0	0 0	2 0	4 3
Da-Myk. do.	0 2	0 0	0 0	0 0	2 3	1 2	3 4
Dn-Myk. do.	0 +	+ 0	1 0	0 0	0 0	+ 0	0 1
Pseudomyk. do.	17 20	29 19	21 30	24 30	27 32	41 38	46 37

Die in den Töpfen am Schluss des Versuchs zurückgebliebenen Mengen löslichen Stickstoffs sind in Fig. 35, die Mengen leichtzugänglicher Phosphorsäure in Tab. 29 dargestellt. Diese Bestimmungen wurden vor allem durchgeführt, um zu kontrollieren, in welchem Ausmasse die zugeführten Stickstoff- und Phosphormengen von den Pflanzen ausgenützt werden konnten; sie zeigen, dass durchwegs eine ziemlich gute Proportion zwischen den zugeführten und den zurückgebliebenen Mengen in den Töpfen bestand.

Aus Tab. 30 geht hervor, dass löslicher Stickstoff von den Pflanzen im allgemeinen ziemlich proportional zur zugeführten Menge aufgenommen wurde. In den Phosphorserien war der Stickstoffgehalt prozentual gesehen durchgehend geringer als bei ausschliesslicher Zufuhr von destilliertem Wasser, besonders in der H-Erde. Dies mag eigentümlich erscheinen, dürfte sich aber leicht erklären lassen, wenn man auch auf

28.

im Torf H bei verschiedenem Zusatz von NH_4NO_3 und H_3PO_4. Versuch 4.

49 % Licht								
N_1P_1	N_1P_2	N_1P_4	N_2P_1	N_2P_2	N_2P_4	N_4P_1	N_4P_2	N_4P_4
25	24	25	23	24	25	23	24	23
24	24	24	25	24	24	24	25	24
265,2±4,1	296,1±4,2	311,1±4,1	334,2±3,4	340,3±4,0	335,9±5,0	327,5±4,2	342,0±3,4	335,3±3,4
273,2±5,1	286,3±3,7	323,1±3,8	326,8±3,5	331,7±3,8	345,9±3,7	339,7±5,1	333,6±3,1	338,1±3,7
84,4±3,0	101,9±2,9	91,0±2,8	111,4±3,0	114,1±3,4	106,0±2,6	109,4±3,5	118,4±2,7	115,0±2,6
88,7±3,2	93,7±3,0	99,2±3,1	105,4±2,4	105,9±3,1	113,4±3,0	118,0±4,1	110,3±3,1	122,6±2,5
3,1	2,9	3,4	3,0	3,0	3,2	3,0	2,9	2,9
3,1	3,1	3,3	3,1	3,1	3,1	2,9	3,0	2,8
89	88	91	91	88	88	83	87	88
90	89	92	91	87	90	85	86	88
1 068	1 145	1 081	1 110	1 151	1 081	1 260	1 194	1 069
1 114	1 096	1 131	1 082	1 120	1 124	1 281	1 190	1 118
74	52	32	29	36	22	30	28	23
78	46	40	26	28	28	33	31	28
81	92	95	94	90	88	86	91	90
84	90	94	93	90	90	89	89	90
34	36	36	36	36	36	36	36	36
35	36	37	35	35	36	36	35	36
21±2,4	8±1,5	5±1,1	7±1,4	3±1,4	3±0,7	4±0,9	0	0
15±2,2	10±2,0	5±0,6	9±2,0	3±1,0	1±1,1	2±1,1	0	0
2	3	4	0	0	0	0	0	0
0	0	4	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	+	0	+	0	0	0	0
75	89	91	93	96	97	96	100	100
84	90	91	91	97	99	98	100	100

die Grösse der Pflanzen in den betreffenden Versuchsserien Rücksicht nimmt. Die Stickstoffmenge in den Sprossen belief sich z. B. in der H-Erde bei Zufuhr lediglich von destilliertem Wasser durchschnittlich auf nur 1,18 mg, während die entsprechende absolute Menge bei Pflanzen in der Serie P_4 2,78 mg betrug. Der Phosphorgehalt war in den Phosphorserien bedeutend höher als nach Zusatz von nur Wasser oder Stickstoff. Der Phosphorgehalt der Pflanzen variierte im allgemeinen proportional zu den zugeführten Mengen. Am geringsten war er in der H-Erde in den nicht phosphorgedüngten Versuchsserien. Der Gehalt an Kalium und Kalzium hielt sich in allen Versuchskombinationen in den verschiedenen Erden konstant. Der Gehalt an diesen Stoffen wurde somit durch den wechselnden Zusatz von Stickstoff oder Phosphor nicht beeinflusst.

Fig. 32. Einjährige Kiefernpflanzen, aufgezogen im Rohhumus K und Torf H bei verschiedenem Zusatz von NH_4NO_3 und H_3PO_4. 49 % Licht. 1/4 nat. Grösse. Versuch 4.

Aus dem Versuch geht hervor, dass weder der Stickstoff-, noch der Phosphorfaktor für sich allein, wohl aber das Zusammenwirken beider Faktoren bestimmend für die Mykorrhizabildung sein kann. Das direkte Verhältnis zwischen Stickstoff und Phosphor im Substrat oder in den Pflanzen dürfte jedoch nicht entscheidend sein[1], sondern es handelt sich vor allem darum, inwiefern einer dieser Stoffe einen begrenzenden Faktor für das Wachstum darstellt.

[1] Dies geht u. a. daraus hervor, dass in der erwähnten Serie N_4 in der H-Erde mit reicher Mykorrhizabildung (73 %) und in der entsprechenden Serie in der K-Erde mit stark reduzierter Mykorrhizabildung (31 %) das Verhältnis N:P in den Sprossen ziemlich das gleiche war (ungefähr 18).

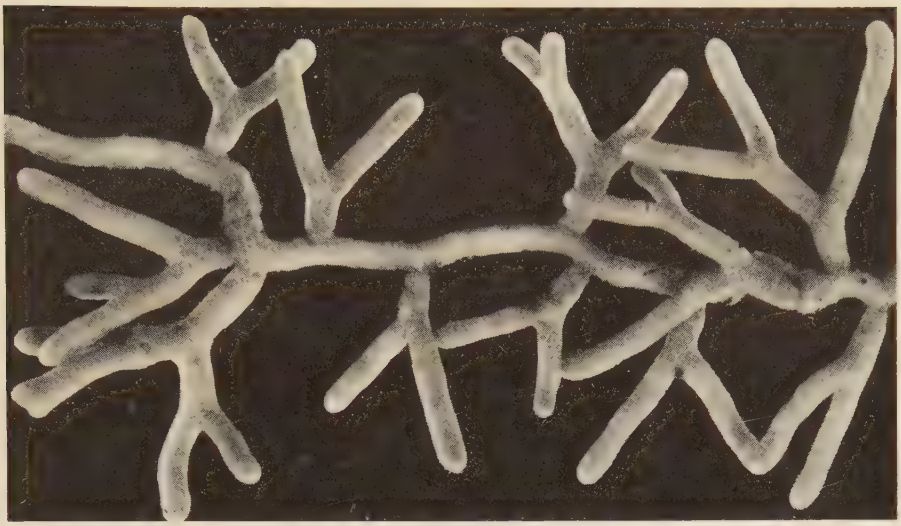


Fig. 33. Optimal entwickelte *A*-Mykorrhizen bei Kiefer, aufgezogen im Torf H nach Zusatz von destilliertem Wasser. 49 % Licht. 10fache Vergr. Versuch 4.

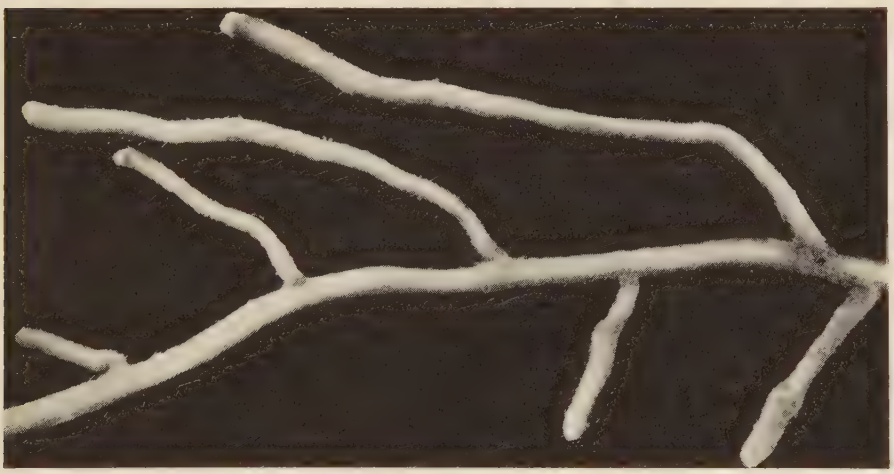


Fig. 34. Seitenwurzeln und Kurzwurzeln ohne Pilzinfektion bei Kiefer, aufgezogen im Torf H nach Zusatz von NH_4NO_3 und H_3PO_4 (Serie N_1P_1). 49 % Licht. 10fache Vergr. Versuch 4.

Unter der Voraussetzung, dass die Pflanzen ausreichend Licht bekommen, scheint somit die erste Bedingung für eine gute Mykorrhizabildung zu sein, dass entweder löslicher Stickstoff oder Phosphorsäure einen begrenzenden Faktor für das Pflanzenwachstum darstellen, d. h. dass ein Zusatz des betreffenden Stoffes eine kräftige Zunahme des

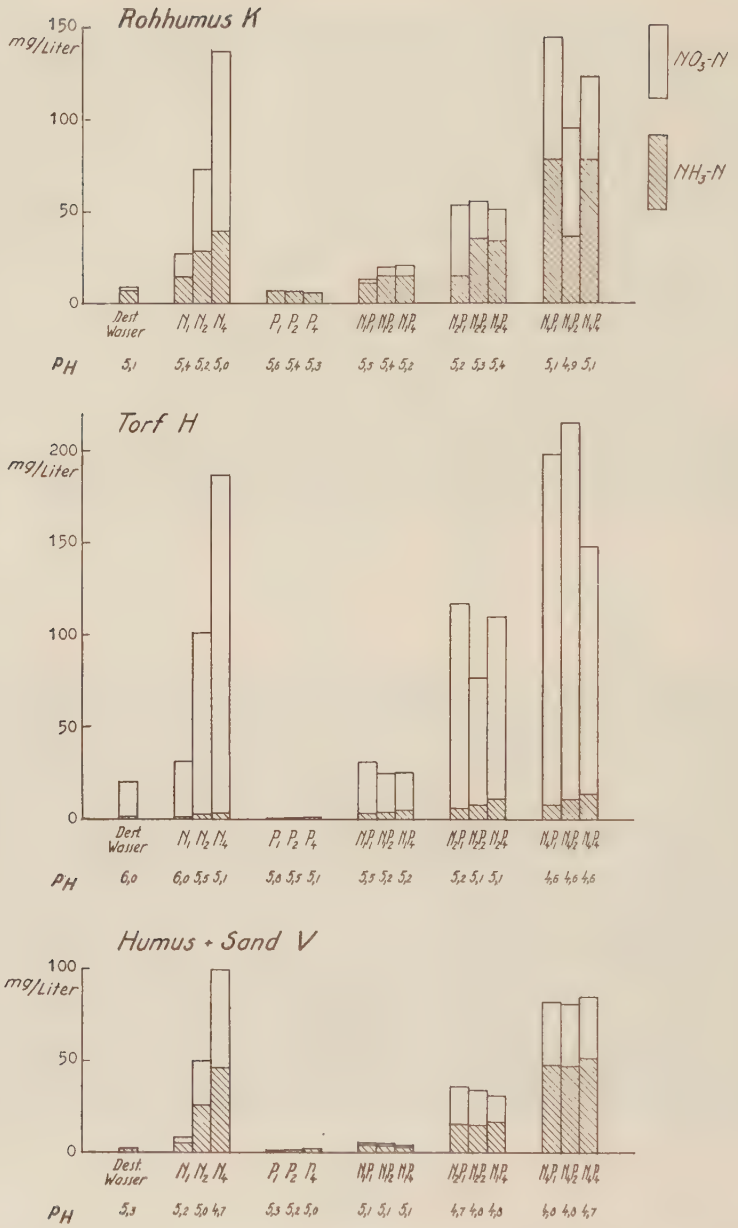


Fig. 35. Ammoniak- und Nitratstickstoff in den verschiedenen Versuchsserien am Ende des Versuchs. Versuch 4.

Wachstums herbeiführt. Die beiden Versuchserden K und H dürften gerade die beiden erwähnten Haupttypen repräsentieren in bezug auf ihren Vorrat an leichtzugänglichem Stickstoff und Phosphorsäure. In der

Tabelle 29.

Leichtlösliche Phosphorsäure (Laktatzahl) am Ende des Versuchs. Versuch 4.

	Dest. Wasser	N_1	N_2	N_4	P_1	P_2	P_4	N_1P_1	N_1P_2	N_1P_4	N_2P_1	N_2P_2	N_2P_4	N_4P_1	N_4P_2	N_4P_4
Rohhumus K	7,7	7,1	5,8	6	12	13	26	10	14	30	10	23	26	11	18	41
Torf H . . .	3,5	2,9	2,8	2,4	20	30	41	17	23	36	16	19	30	16	20	30

Tabelle 30.

Stickstoff, Phosphor, Kalium und Kalzium (in % des Trockengewichts) in einjährigen Kiefern, aufgezogen in verschiedenen Humusformen bei Zusatz von variierenden Mengen NH_4NO_3 und H_3PO_4. 49 % Licht. Versuch 4.

		Dest. Wasser	N_1	N_2	N_4	P_1	P_2	P_4	N_1P_1	N_1P_2	N_1P_4	N_2P_1	N_2P_2	N_2P_4	N_4P_1	N_4P_2	N_4P_4
Rohhumus K																	
N	Spross	2,10	2,76	2,96	3,34	2,06	1,92	1,65	2,81	2,84	2,66	3,06	3,02	2,88	3,46	3,18	2,78
	Wurzel	1,78	2,05	2,23	2,57	1,68	1,52	1,37	2,23	2,28	2,18	2,38	2,34	2,24	2,78	2,66	2,57
P	Spross	0,29	0,23	0,22	0,18	0,46	0,51	0,62	0,45	0,49	0,55	0,36	0,40	0,44	0,30	0,34	0,40
	Wurzel	0,34	0,20	0,21	0,15	0,53	0,56	0,68	0,51	0,57	0,66	0,45	0,48	0,54	0,37	0,46	0,48
K	Spross	0,80	0,81	0,82	0,82	0,81	0,80	0,82	0,78	0,77	0,72	0,71	0,69	0,68	0,67	0,67	0,68
	Wurzel	0,62	0,64	0,63	0,62	0,63	0,63	0,61	0,58	0,57	0,58	0,57	0,57	0,56	0,56	0,57	0,59
Ca	Spross	0,43	0,47	0,48	0,49	0,48	0,47	0,50	0,44	0,42	0,45	0,44	0,42	0,43	0,46	0,43	0,44
	Wurzel	0,49	0,51	0,51	0,58	0,50	0,53	0,53	0,57	0,51	0,49	0,56	0,50	0,53	0,51	0,51	0,53
Humus + + Sand V																	
N	Spross	1,97	2,36	2,87	3,50	1,55	1,48	1,39	2,38	2,30	2,24	2,65	2,56	2,43	3,12	2,97	2,65
	Wurzel	1,82	1,98	2,41	2,60	1,36	1,28	1,25	1,92	1,88	1,86	2,25	2,23	2,17	2,59	2,51	2,36
P	Spross	0,26	0,22	0,20	0,16	0,23	0,27	0,31	0,27	0,27	0,30	0,25	0,28	0,31	0,27	0,29	0,33
	Wurzel	0,30	0,25	0,24	0,20	0,31	0,40	0,43	0,31	0,34	0,40	0,29	0,33	0,38	0,35	0,37	0,42
K	Spross	0,83	0,80	0,87	0,92	0,83	0,81	0,85	0,82	0,80	0,80	0,82	0,78	0,80	0,84	0,86	0,90
	Wurzel	0,64	0,64	0,67	0,69	0,63	0,61	0,64	0,64	0,62	0,61	0,61	0,58	0,60	0,65	0,63	0,66
Ca	Spross	0,38	0,41	0,42	0,46	0,40	0,39	0,41	0,38	0,37	0,36	0,42	0,42	0,43	0,44	0,42	0,43
	Wurzel	0,47	0,48	0,45	0,49	0,48	0,47	0,49	0,46	0,45	0,46	0,46	0,46	0,46	0,51	0,50	0,50
Torf H																	
N	Spross	2,23	2,39	2,76	2,90	1,42	1,36	1,33	2,28	2,13	2,15	2,69	2,64	2,60	2,98	3,00	2,90
	Wurzel	1,92	2,04	2,34	2,51	1,23	1,20	1,19	1,81	1,74	1,76	2,13	2,15	2,10	2,52	2,60	2,48
P	Spross	0,19	0,17	0,17	0,16	0,30	0,38	0,45	0,33	0,36	0,39	0,32	0,33	0,36	0,28	0,31	0,40
	Wurzel	0,22	0,20	0,20	0,17	0,41	0,50	0,55	0,44	0,52	0,58	0,37	0,45	0,56	0,30	0,32	0,43
K	Spross	0,69	0,67	0,72	0,72	0,67	0,68	0,65	0,68	0,68	0,66	0,67	0,69	0,63	0,66	0,62	0,64
	Wurzel	0,58	0,53	0,58	0,47	0,52	0,51	0,54	0,58	0,53	0,49	0,50	0,48	0,49	0,47	0,48	0,46
Ca	Spross	0,38	0,46	0,48	0,56	0,48	0,49	0,47	0,44	0,43	0,41	0,43	0,42	0,43	0,42	0,42	0,43
	Wurzel	0,44	0,50	0,52	0,61	0,52	0,54	0,55	0,50	0,50	0,54	0,50	0,50	0,49	0,46	0,44	0,50

Fig. 36 Einjährige Kiefern, aufgezogen im (von oben) Rohhumus **K**, Torf **H** und Humus+Sand **V**, sowie einjährige Erlen im Humus+Sand **V** bei verschiedenem Zusatz von NH_4NO_3 und H_3PO_4. 49 % Licht. Versuch 4 und 5.

ersteren Erde stellte, wie aus allem zu schliessen, das Vorkommen an löslichem Stickstoff den begrenzenden Faktor für das Wachstum dar (die Pflanzen wurden nach einem Zusatz von NH_4NO_3 viel kräftiger), während sich Phosphor im Überschuss finden dürfte (ein Zusatz von H_3PO_4 hatte keinerlei Einfluss auf das Pflanzenwachstum). In der H-Erde war jedoch aller Wahrscheinlichkeit nach der Phosphorvorrat der wachstumsbegrenzende Faktor (s. Fig. 31), während löslicher Stickstoff in starkem Überschuss vorkam (eine Überernährung mit NH_4NO_3 übte keinen nennenswerten Einfluss auf das Wachstum der Pflanzen aus). Dieser Umstand deutet darauf hin, dass eine hohe Konzentration löslichen Stickstoffs an und für sich nicht hemmend auf die Mykorrhizabildung einwirkt. Wie schon erwähnt, dürfte die starke Mykorrhizabildung im genannten Falle statt dessen damit zusammenhängen, dass das Phosphorvorkommen im Substrat so gering war, dass es den begrenzenden Faktor für das Wachstum darstellte (vgl. den sehr hohen Gehalt an Nitratstickstoff in den Töpfen der Serie N_4 am Ende des Versuchs: 184,2 mg/Liter Erde, Fig. 35, und die unbedeutende Menge zurückgebliebener leichtlöslicher Phosphorsäure: 24 mg/kg luftgetrocknete Erde, Tab. 29).

Wenn der begrenzende Effekt des Stickstoff- und Phosphormangels auf die Pflanzenentwicklung durch Zusatz von NH_4NO_3 bzw. H_3PO_4 aufgehoben wurde, nahm die Mykorrhizabildung in besonders auffallender Weise ab. Am stärksten schien diese Abnahme dann zu sein, wenn Phosphor den begrenzenden Faktor für das Wachstum darstellte, und löslicher Stickstoff sich im Überschuss vorfand (s. Fig. 31). In Nadelwäldern dürfte es jedoch am häufigsten so sein, dass das Vorkommen von assimilierbarem Stickstoff der wachstumsbegrenzende Faktor ist, während sich Phosphor im Überschuss findet (s. Fig. 29). So dürfte es jedenfalls in Nadelwäldern auf Rohhumusböden der Fall sein, wo sich öfters eine gute Mykorrhizabildung findet.

Versuch 5. Die Entwicklung der Rhizothamnien von *Alnus glutinosa* nach variierendem Zusatz von NH_4NO_3 und H_3PO_4. (1941)

Da in Versuch 4 festgestellt wurde, dass das Vorkommen von löslichem Stickstoff und Phosphor einen starken Einfluss auf die Mykorrhizabildung bei Kiefer ausübte, war es von Interesse, den Einfluss sowohl des Stickstoff- wie des Phosphorfaktors bei einer Pflanze zu untersuchen, die gleichfalls in Symbiose mit einem niedrigen Organismus lebt, aber dank diesem vom Stickstoffgehalt des Bodens völlig un-

abhängig ist. Als Versuchspflanze wurde *Alnus glutinosa* gewählt, deren Wurzelknöllchen (Rhizothamnien) bekanntlich durch einen Aktinomyzet, *Actinomyces Alni* (vgl. VON PLOTHO 1941), hervorgerufen werden, die die Fähigkeit besitzt, den freien Stickstoff der Luft zu assimilieren.

Versuchsanordnung. Als Versuchserde wurde Humus + Sand V (Fig. 17) verwendet, wo durch einen Vorversuch festgestellt worden war, dass *Actinomyces Alni* darin stets und nach allem zu urteilen sehr gleichmässig vorkam. Die Pflanzen wurden auf dieselbe Weise wie die Kiefernpflanzen aufgezogen und gleichförmig mit folgenden Nährlösungen bewässert: N_1, N_2, N_4, P_1, P_2, P_4, N_1P_1, N_2P_2 und N_4P_4 (s. Tab. 26). Das Samenmaterial stammte von ein und demselben Baum (Experimentalfältet) und wurde im April 1941 eingesammelt.

Versuchsergebnisse. Pflanzenentwicklung und Knöllchenbildung werden durch die Fig. 37 und 38 veranschaulicht. Die Pflanzenentwicklung wird angegeben durch das Trockengewicht, das Knöllchenvorkommen durch das Durchschnittsvolumen der Knöllchen je Pflanze. Bei Zusatz von NH_4NO_3 wurde die Pflanzenentwicklung lediglich insoweit beeinflusst, als das Wurzelsystem kleiner wurde als bei Zufuhr nur von destilliertem Wasser. Bei Zusatz von H_3PO_4 wurden die Pflanzen dagegen stark begünstigt, und bei gleichzeitigem Zusatz von sowohl löslichem Stickstoff wie Phosphor war die Pflanzenentwicklung ausserordentlich stark mit einem Wachstum, das im allgemeinen den zugeführten Mengen proportional war. Der Unterschied zwischen der Entwicklung von Erle und Kiefer (Fig. 30) in der angewendeten Versuchserde bestand somit darin, dass eine Zufuhr von löslichem Stickstoff das Wachstum der Kiefernpflanzen viel stärker beeinflusste als der Erlenpflanzen, was sich teilweise dadurch erklären lassen dürfte, dass die Erle vom Stickstoffgehalt des Bodens unabhängig ist. Obwohl der Vorrat an Phosphorsäure in der Versuchserde relativ hoch sein dürfte (s. Fig. 17; vgl. die Entwicklung der Kiefernpflanzen bei H_3PO_4-Zusatz, Fig. 30), so scheint doch für die Erlenpflanzen der ursprüngliche Phosphorvorrat für optimale Entwicklung unzureichend gewesen zu sein.

Was die Knöllchenfrequenz betrifft, so nahm diese deutlich bei Zufuhr von NH_4NO_3 ab (in Serie N_4 fehlten Knöllchen vollkommen), wuchs aber bei Zusatz von H_3PO_4 sehr stark an. Bei gleichzeitigem Zusatz von NH_4NO_3 und H_3PO_4 ging die Frequenz bei stärkeren Zufuhren zurück, wie Fig. 37 veranschaulicht.

Irgendein Zusammenhang zwischen Pflanzengewicht und Knöllchenfrequenz ergab sich somit nicht; bei Phosphorzusatz nahmen sowohl die Pflanzenentwicklung wie die Wurzelknöllchen zu (bei Kiefer nur die

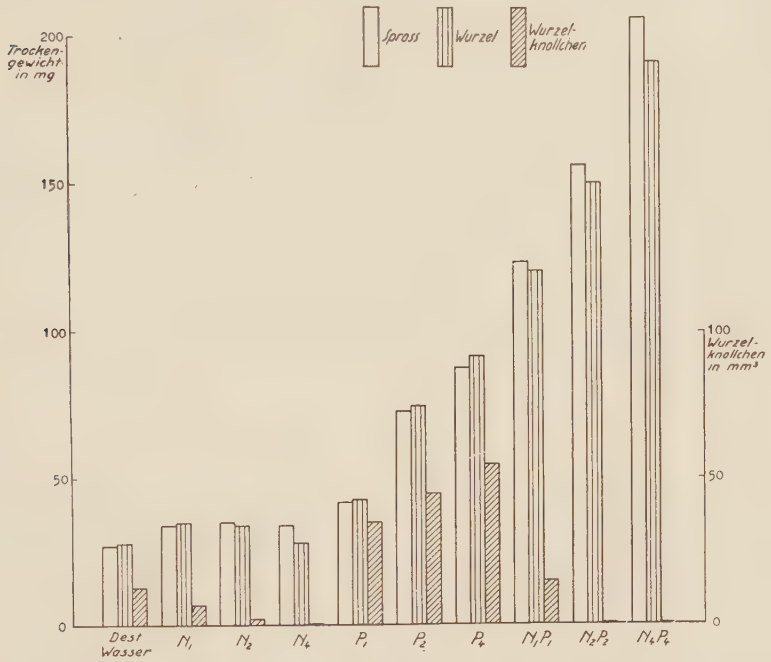
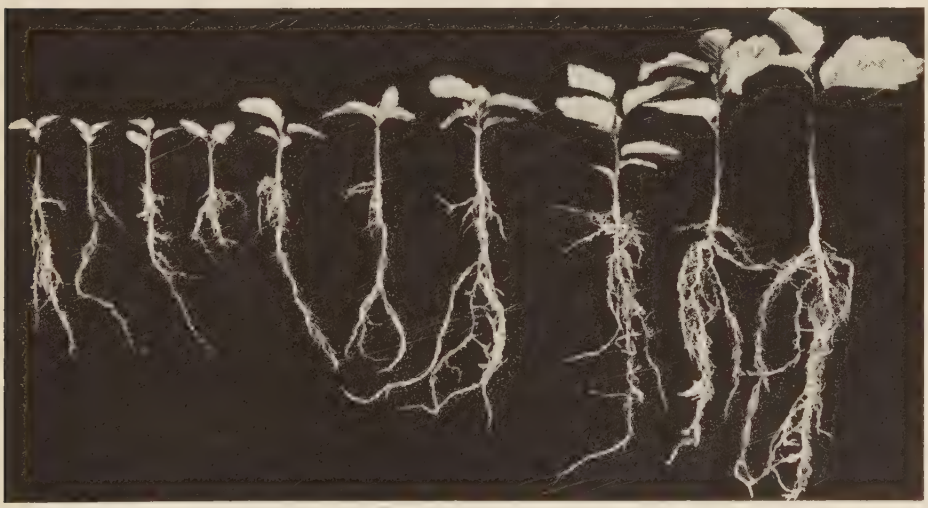


Fig. 37. Wachstum und Knöllchenentwicklung einjähriger Erlen (*Alnus glutinosa*), aufgezogen im Humus+Sand V bei verschiedenem Zusatz von NH_4NO_3 und H_3PO_4. 49 % Licht. Versuch 5.



Dest. Wasser N_1 N_2 N_4 P_1 P_2 P_4 N_1P_1 N_2P_2 N_4P_4

Fig. 38. Einjährige Erlen (*Alnus glutinosa*), aufgezogen im Humus+Sand V bei verschiedenem Zusatz von NH_4NO_3 und H_3PO_4. 49 % Licht. Versuch 5. $^1/_4$ nat. Grösse.

Mykorrhiza), bei gleichzeitiger Zufuhr von Stickstoff und Phosphor dagegen nahm zwar das Pflanzengewicht zu, die Knöllchenfrequenz ging aber zurück (Übereinstimmung mit Kiefer).

Es ist mithin klar, dass die Rhizothamnien bei *Alnus glutinosa* in der angewendeten Versuchserde durch löslichen Stickstoff gehemmt, durch Phosphorsäure dagegen gefördert wurden, in derselben Weise wie die Mykorrhizafrequenz bei Kiefer beeinflusst wurde. Ebenso besteht, wie erwähnt, Übereinstimmung in der Hinsicht, dass sowohl bei Erle wie bei Kiefer die Knöllchenbildung und die Mykorrhizafrequenz durch gleichzeitige Zufuhr von löslichem Stickstoff und Phosphorsäure besonders stark herabgesetzt wurden.

5. Der Einfluss von Licht, Stickstoff und Phosphor.

Versuch 6. Die Mykorrhizaentwicklung bei Kiefer im Rohhumus D nach variierendem Zusatz von NH_4NO_3 und H_3PO_4 bei verschiedenen Lichtstärken. (1940)

In Versuch 2 wurde gezeigt, dass die Mykorrhizabildung beeinflusst wird durch das Zusammenspiel zwischen löslichem Stickstoff und Licht. Der vorliegende Versuch bezweckt, die Bedeutung dieses Zusammenwirkens direkt zu erforschen, indem diese beiden Faktoren gleichzeitig variiert werden. Da auch Phosphor nachweislich einen gewissen Einfluss auf die Mykorrhizabildung ausübt, so wurde auch dieser Faktor gleichzeitig mit der Beleuchtung variiert. In einem früheren Versuch (Björkman 1940) wurden Stickstoff und Licht gleichzeitig variiert, aber hierbei wurde eine stark nitrifizierende Erde als Substrat angewendet, weshalb nur dem Licht-, nicht aber dem Stickstoffaktor niedrige Werte zugeteilt werden konnten. In dem für den vorliegenden Versuch angewandten Rohhumus D mit keiner oder nur unbedeutender Nitrifikation bei Lagerung (Fig. 17 und 18) konnte die Wirkung der Zufuhr leichtzugänglichen Stickstoffs besser studiert werden.

Versuchsanordnung. Für den Versuch wurden Blumentöpfe von etwa 2 Liter Inhalt verwendet. Die Kulturen wurden auf die bereits früher beschriebene Weise mit Nährlösung bewässert, deren Zusammensetzung aus Tab. 31 hervorgeht. Bei der Wahl der Stickstoffkonzentrationen wurde von denen ausgegangen, die in Hesselmans Serien N_1, N_3 und N_9 angewendet wurden (s. Björkman 1940, S. 26). Die Phosphorzusätze wurden mit Rücksicht auf die von Mitchell (1939) in Sandkulturversuchen zugeführten Mengen gewählt. Wie Fig. 41 zeigt, veränderte sich p_H im Substrat auch nicht nach Zusatz einer sehr starken Konzentration von H_3PO_4.

Tabelle 31.

Nährlösungen. Versuch 6.

Versuchsserie	mg/Liter Nährlösung		mg je Topf		mg je Pflanze	
	NH_4NO_3	H_3PO_4	NH_4NO_3	H_3PO_4	N	P
N_1	285,6	—	714,0	—	10,0	—
N_3	856,8	—	2 142,0	—	30,0	—
N_9	2 570,4	—	6 426,0	—	90,0	—
P_1	—	457,0	—	1 142,5	—	14,5
P_3	—	1 371,0	—	3 427,5	—	43,4
P_9	—	4 113,0	—	10 282,5	—	130,0

Versuchsergebnisse. Bei Erhöhung der Lichtstärke konnte eine kräftige Zunahme des Trockengewichts der Pflanzen festgestellt werden. Die stärkste Steigerung trat bei einer Zunahme der Lichtstärke von 12 auf 23 % der totalen Strahlung ein (Fig. 39). Wurde den Pflanzen NH_4NO_3 zugeführt, so erhöhte sich ihr Trockengewicht stark und nahm bei weiterer Erhöhung der Lichtstärke auf 49 % noch mehr zu. Erhielten sie dagegen H_3PO_4, so trat auch hier eine Tendenz in gleicher Richtung ein, wenn auch nicht so stark wie bei NH_4NO_3-Zusatz.

Ein Zusatz von NH_4NO_3 in steigenden Konzentrationen hatte bei 12 % Licht keinerlei Einwirkung auf das Wachstum der Pflanzen (s. Fig. 39), während dagegen bei 17 % und noch mehr bei 23 % Beleuchtung eine deutliche Steigerung vermerkt werden konnte. Bei 49 % Licht war die Zunahme des Trockengewichts sehr stark. So betrug das Trockengewicht von Spross + Wurzel bei Zufuhr lediglich von destilliertem Wasser im Durchschnitt 169,7 mg, in Serie N_9 dagegen im Durchschnitt 281,6 mg.

Wurde den Pflanzen H_3PO_4 bei der niedrigsten Lichtstärke (12 %) zugeführt, dann trat keine Zunahme des Pflanzenwachstums ein, ebenso war dies nicht oder nur unbedeutend der Fall bei den Lichtstärken 17 und 23 %. Bei 49 % Beleuchtung konnte jedoch eine gewisse Zunahme der Pflanzengrösse und des Trockengewichts festgestellt werden (s. Fig. 40).

Hinsichtlich der Mykorrhizabildung trat der Einfluss des Lichts ausserordentlich stark hervor. Eine Steigerung der Beleuchtung von 12 auf 23 % führte eine besonders kräftige Steigerung der Mykorrhizafrequenz herbei (von 16 auf 58 %). Eine weitere Erhöhung der Lichtmenge auf 49 % brachte dagegen nur eine kleine Zunahme der Mykorrhizabildung mit sich. Bei Zusatz von Nitrat wurde die Zunahme der Mykorrhizafrequenz mit Erhöhung der Lichtzufuhr langsamer. Anstatt einer schnellen

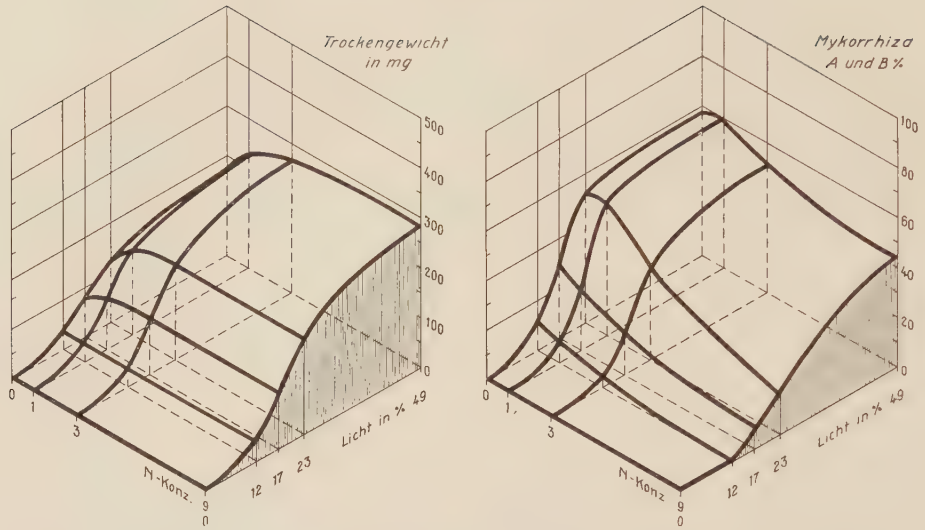


Fig. 39. Wachstum und Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern, aufgezogen im Rohhumus D nach Zusatz von NH_4NO_3 bei verschiedenen Lichtstärken. Versuch 6.

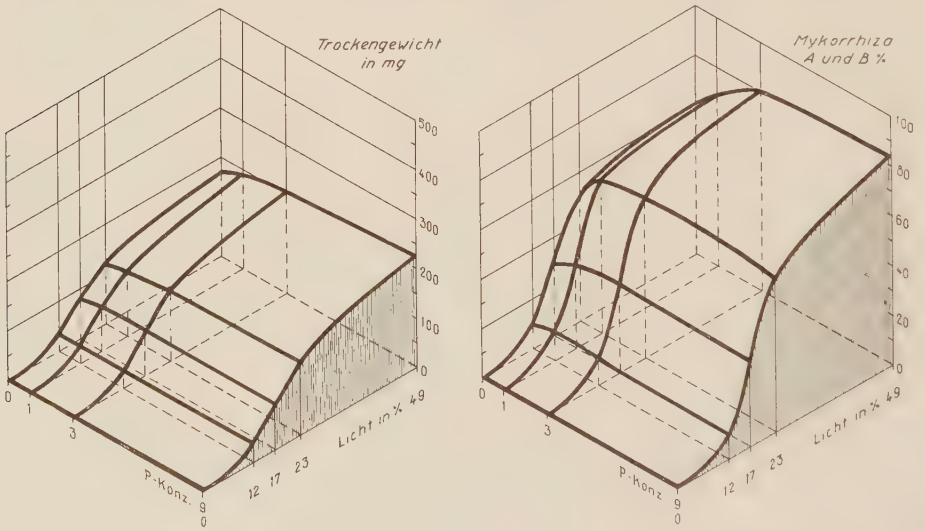


Fig. 40. Wachstum und Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern, aufgezogen im Rohhumus D nach Zusatz von H_3PO_4 bei verschiedenen Lichtstärken. Versuch 6.

Steigerung bei niedrigen Lichtstärken bis zu einem annähernden Höchstwert bei 23 % Licht zeigte sich in Serie N_3 zwar eine kräftige Zunahme bis hinauf zu 23 % Beleuchtung, danach aber eine weitere ziemlich starke Steigerung bei Lichtvermehrung auf 49 %, und in der am stärksten nitratbewässerten Serie N_9 trat eine beinahe lineare Steigerung der Mykorrhizafrequenz von 12 % bis hinauf zu 49 % Licht ein (s. Fig. 39). Diese

Entwicklung stimmte im Prinzip vollkommen mit der Mykorrhizaentwicklung bei Kiefer und Fichte unter entsprechenden Verhältnissen überein, wie früher durch einen Versuch mit einem Erlenbruch-Mull als Substrat nachgewiesen worden war (Björkman 1940, S. 63—65). In diesem Versuch trat eine lineare Steigerung der Mykorrhizafrequenz bereits in Serie N_3 auf, was sich jedoch durch den bedeutend grösseren Gehalt der angewendeten Versuchserde an assimilierbarem Stickstoff ungezwungen erklärt. — Zusatz von Phosphorsäure beeinflusste nicht die Steigerung der Mykorrhizabildung bei Lichtzunahme. Die Mykorrhizafrequenz erreichte ihren annähernden Höchstwert schon bei 23 % auch beim höchsten Phosphorzusatz. Jedoch konnte in dieser Versuchsserie eine Zunahme bei Steigerung der Beleuchtung von 23 auf 49 % festgestellt werden (Fig. 40).

Ein Zusatz von NH_4NO_3 führte durchwegs eine Abnahme der Mykorrhiza bei den drei niedrigsten Lichtstärken (12, 17 und 23 %) herbei; bei der höchsten Lichtstärke (49 %) und schwachem Zusatz (Serie N_1) ergab sich dagegen eine unbedeutende (statistisch nicht sichergestellte) Zunahme, verglichen mit der Frequenz nach Zufuhr nur von destilliertem Wasser. Bei grösseren Zusätzen (Serien N_3 und N_9) nahm dagegen die Mykorrhizafrequenz auch bei 49 % Licht ab.

Bei Zusatz von H_3PO_4 nahm die Mykorrhizabildung deutlich auch beim niedrigsten Zusatz (Serie P_1) zu, verglichen mit der Entwicklung bei lediglich Wasserzufuhr, am stärksten bei voller Beleuchtung (49 %), aber auch durchaus merkbar bei 12 % Licht (s. Fig. 40).

Hinsichtlich des Aussehens der Mykorrhiza kann hervorgehoben werden, dass die gewöhnlichste *A*-Mykorrhizaform stark gabelförmig verzweigt und mit einem hellbraunen, gut entwickelten Mantel (15—20 μ) versehen war, ohne für das blosse Auge sichtbare Hyphen. Das Hartigsche Netz war fast bis an die Endodermis gut ausgebildet. Ausserdem kamen zwei andere deutliche Formen von *A*-Mykorrhiza vor, nämlich ein mehr dunkelbrauner Typ mit rauhem, dünnem Mantel (höchstens 10 μ) und ohne sichtbare, ausstrahlende Hyphen. Das Hartigsche Netz war gut ausgebildet, und einige Male kam bei dieser Mykorrhizaform auch intrazellulare Infektion vor. Hauptsächlich bei Zusatz von NH_4NO_3 trat die dritte Form der *A*-Mykorrhiza auf, mit sehr dünnem, oft nur sporadisch ausgebildetem Mantel ohne sichtbare Hyphen. In Töpfen mit kräftigem Nitratzusatz (Serien N_3 und N_9) wurden Mykorrhizen von ektendotrophem Typ niemals beobachtet. Bei starker NH_4NO_3-Zufuhr waren die Mykorrhizen oft völlig unverzweigt, aber ziemlich dick und gingen ohne scharfe Grenze in Pseudomykorrhizen über. Am reichsten ausgebildet war die *A*-Mykorrhiza bei 23 und 49 % Beleuchtung und Zusatz von H_3PO_4.

Wurzelhaare traten im allgemeinen ziemlich reichlich an jüngeren Seitenwurzeln auf. Bei niedriger Lichtstärke war die Wurzelhaarbildung besonders lebhaft, und eine gewisse Steigerung in der Wurzelhaarfrequenz dürfte auch in Töpfen mit mässigem Nitratzusatz die Regel gewesen sein. Zum Beispiel waren Wurzelhaare besonders reichlich bei der Versuchskombination 17 % Licht, Serie N_3. Bei Zusatz von Phosphorsäure schienen Wurzelhaare auf Grund der starken Mykorrhizabildung nicht allgemein zu sein.

Da in einem früheren Versuch (Versuch 1) eine besonders deutliche

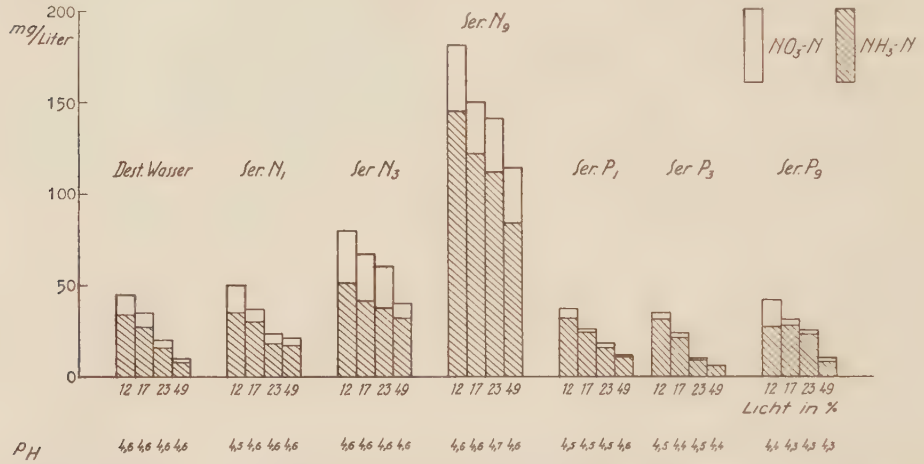


Fig. 41. Ammoniak- und Nitratstickstoff in den verschiedenen Versuchsserien im Rohhumus D am Ende des Versuchs. Versuch 6.

negative Wechselbeziehung festgestellt wurde zwischen der Mykorrhizafrequenz und dem Gehalt der Versuchserden an löslichem Stickstoff am Ende des Versuchs, wurde dieser auch im vorliegenden Versuch bestimmt, ferner, eigentlich nur zur Kontrolle, der Gehalt an löslicher Phosphorsäure. Aus Fig. 41 geht hervor, dass der zurückbleibende NO_3- und NH_3-Stickstoff sich im wesentlichen proportional zu den zugeführten Mengen verhielt. In den Phosphorserien war der Gehalt ungefähr der gleiche wie nach Zusatz lediglich von destilliertem Wasser. Bei 49 % Beleuchtung war die zurückgebliebene Menge löslichen Stickstoffs am geringsten, was ganz natürlich ist, da bei dieser Beleuchtung die Pflanzen am grössten waren und daher am meisten Stickstoff aufgenommen hatten. Hinsichtlich der zurückgebliebenen löslichen Phosphorsäure verhielten sich alle Stickstoffserien völlig gleich, ebenso wie nach Zusatz ausschliesslich von destilliertem Wasser. In den Phosphorserien fanden sich nach Versuchsschluss Mengen vor, die sich zu den zugeführten im grossen ganzen proportional verhielten (s. Tab. 32).

Die Stickstoff-, Phosphor-, Kalium- und Kalziumaufnahme der Pflanzen wurde durch chemische Analysen festgestellt. Aus ihnen ging hervor, dass Stickstoff verhältnismässig stärker bei NH_4NO_3-Zufuhr aufgenommen wurde, jedoch nicht mehr in der Serie N_9 als in der Serie N_3, nämlich ungefähr 3,3 % in Sprossen und 3,1 % in Wurzeln. In

Tabelle 32.

Leichtlösliche Phosphorsäure (Laktatzahl) im Rohhumus D am Ende des Versuchs. Versuch 6.

	Dest. Wasser	N_1	N_3	N_9	P_1	P_3	P_9
12 % Licht	4,9	4,6	4,3	5,2	6,6	13	19
17 » »	5,4	4,6	6,0	4,8	9,7	13	26
23 » »	4,4	4,3	4,8	4,0	11	20	28
49 » »	3,5	4,3	3,8	4,4	10	14	30

den Phosphorserien war die Stickstoffaufnahme die gleiche wie bei Zusatz nur von destilliertem Wasser (Gehalt ungefähr 0,30 % in Sprossen und 0,32 % in Wurzeln), und der Phosphor wurde in den Sprossen ziemlich gleichmässig und unabhängig von der zugesetzten Menge aufgenommen (Gehalt ungefähr 0,42 %), in den Wurzeln dagegen mehr proportional zur Zusatzmenge (bis zu 0,61 % des Trockengewichts). Kalium und Kalzium sind ziemlich gleichmässig in allen Versuchsserien unabhängig von den zugeführten Mengen Stickstoff und Phosphor aufgenommen worden. Wie bereits früher (Tab. 25) festgestellt, war der Kaliumgehalt durchwegs höher, der Kalziumgehalt dagegen niedriger in den Sprossen als in den Wurzeln. — Weiter ging hervor, dass eine Einwirkung des Lichtes auf die prozentuale Aufnahme der verschiedenen Nährstoffe in den Pflanzen nicht angenommen werden kann. Jedenfalls scheint die Aufnahme der Nährsalze durch niedrigere Bestrahlungsstärken nicht gehemmt worden zu sein (vgl. Mitchell 1936).

Der vorliegende Versuch hat folgendes gezeigt:

1. Die Mykorrhizabildung war in hohem Grade abhängig vom Zusammenwirken in erster Linie der Stickstoff- und Lichtfaktoren.

2. Hoher Nitratgehalt im Substrat setzte die Mykorrhizabildung besonders bei schwachen Lichtstärken herab.

3. Bei hohem Gehalt an löslichem Stickstoff stieg die Mykorrhizafrequenz bei zunehmender Lichtstärke von 12 bis 49 % fast linear; bei niedrigem Stickstoffgehalt erreichte die Mykorrhizafrequenz ihren ungefähren Höchstwert bereits bei 23 % Beleuchtung.

4. Bei Zusatz von Phosphorsäure wurde die Mykorrhizabildung bei allen Lichtstärken gefördert.

5. Die Form der Kurve, die die Abhängigkeit der Mykorrhizafrequenz von der Beleuchtung ausdrückt, wurde durch Phosphorzusatz nicht in nennenswertem Grade beeinflusst.

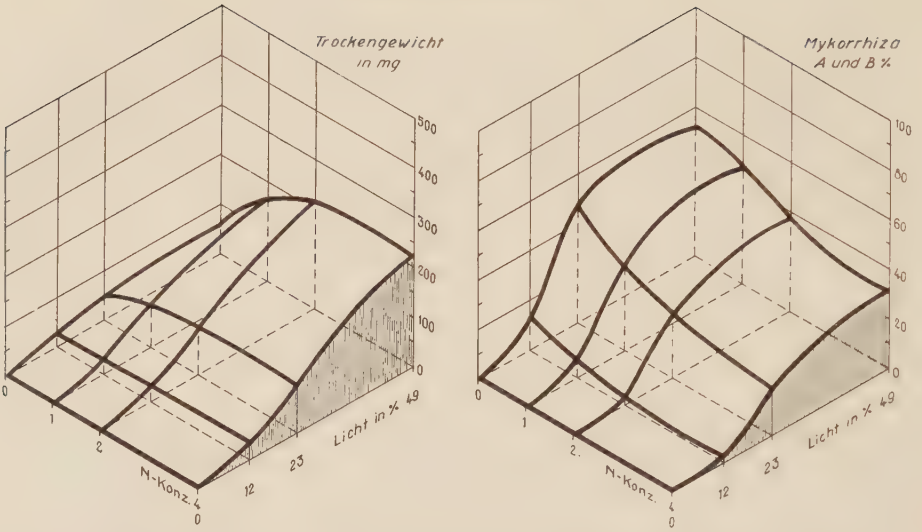


Fig. 42. Wachstum und Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern, aufgezogen im Rohhumus K nach Zusatz von NH_4NO_3 bei verschiedenen Lichtstärken. Versuch 7.

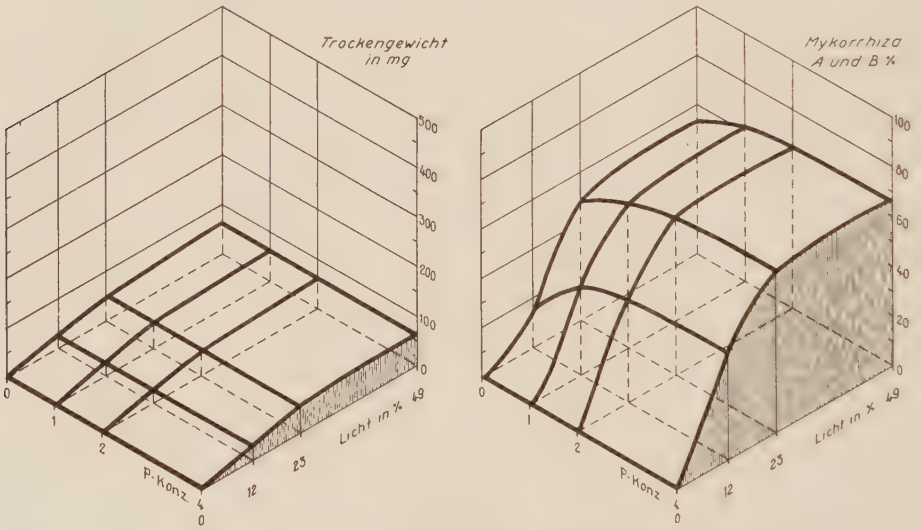


Fig. 43. Wachstum und Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern, aufgezogen im Rohhumus K nach Zusatz von H_3PO_4 bei verschiedenen Lichtstärken. Versuch 7.

Versuch 7. Die Mykorrhizaentwicklung bei Kiefer im Rohhumus K und Torf H bei variierendem Zusatz von NH_4NO_3 und H_3PO_4 und verschiedenen Lichtstärken. (1941)

Der Versuch bezweckt, die Einwirkung des Lichtes auf die Mykorrhizabildung zu veranschaulichen bei wechselnden Zusätzen von lös-

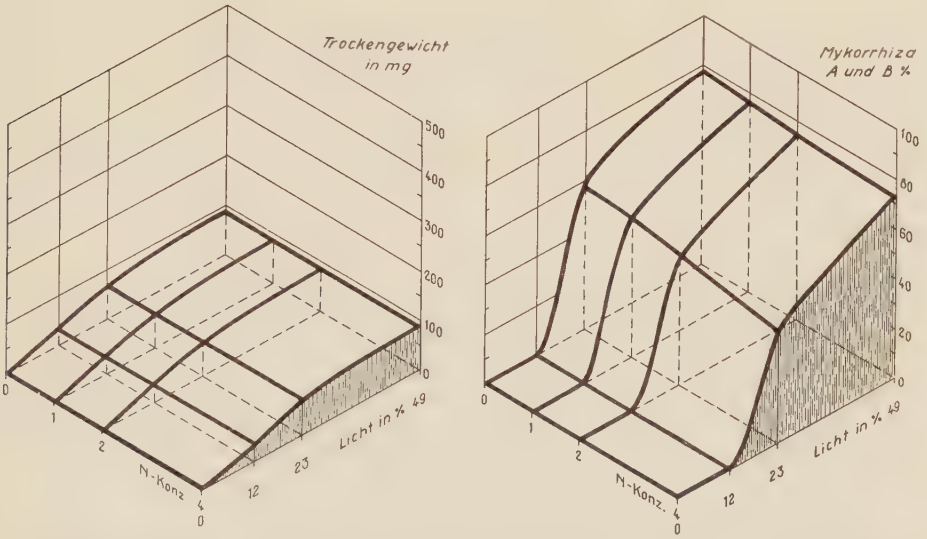


Fig. 44. Wachstum und Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern, aufgezogen im Torf H nach Zusatz von NH_4NO_3 bei verschiedenen Lichtstärken. Versuch 7.

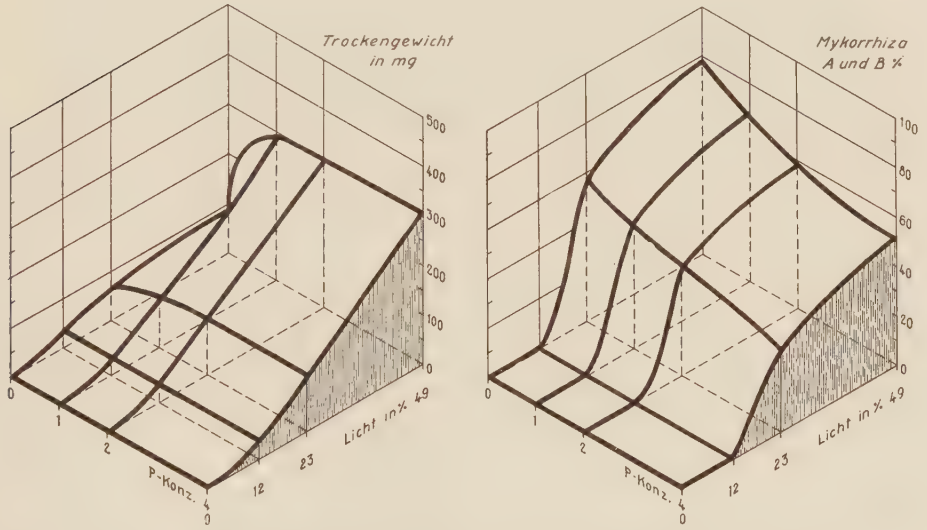


Fig. 45. Wachstum und Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern, aufgezogen im Torf H nach Zusatz von H_3PO_4 bei verschiedenen Lichtstärken. Versuch 7.

lichem Stickstoff und Phosphor zu den früher untersuchten (s. Versuch 4), hinsichtlich ihres Gehaltes an diesen Stoffen extremen Humusformen Rohhumus K und Torf H.

Versuchsanordnung. Für den Versuch wurden die Nährlösungen N_1, N_2, N_4, P_1, P_2 und P_4 angewendet (s. Tab. 26). Die Beschattungsgrade

waren 12 und 23 % der Strahlung auf freiem Felde. Der Vollständigkeit wegen sind auch die Werte für Trockengewichte und Mykorrhizafrequenz der betreffenden Erden bei 49 % Licht (s. Versuch 4) in den Kurven aufgenommen worden, die in Fig. 42—45 wiedergegeben sind.

Versuchsergebnisse. Ebenso wie in Versuch 2, war die Zunahme des Pflanzenwachstums bei Steigerung des Lichtes in der K-Erde besonders unbedeutend oberhalb 23 % Beleuchtung, ausser in den Versuchsserien, in denen NH_4NO_3 zugeführt wurde; dort war die Zunahme viel stärker und ging im grossen ganzen linear weiter bis hinauf zu 49 % Beleuchtung bei sämtlichen Stickstoffkonzentrationen. Bei 12 % Licht wirkte

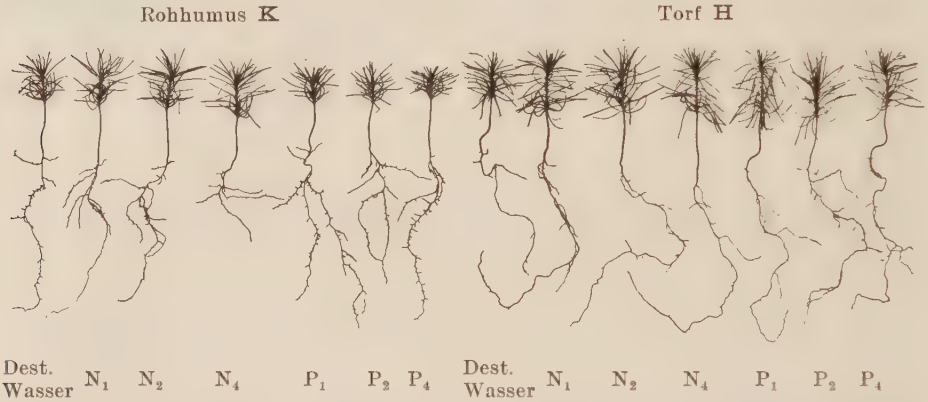


Fig. 46. Einjährige Kiefern, aufgezogen im Rohhumus K und Torf H nach verschiedenem Zusatz von NH_4NO_3 und H_3PO_4 bei 12 % Licht. 1/4 nat. Grösse. Versuch 7.

die Lichtzufuhr als begrenzender Faktor, weshalb bei Nitratzusatz keine nennenswerte Steigerung des Pflanzenwachstums eintrat (Fig. 42 und 46). Bei 23 % Licht konnte eine Zunahme in Serie N_1 festgestellt werden, aber eine weitere Steigerung des Pflanzenwachstums bei stärkerer Nitratzufuhr zeigte sich nicht. Bei 49 % Beleuchtung erhöhte sich, wie aus Versuch 4 hervorging, das Trockengewicht der Pflanzen weiterhin bei noch höherer NH_4NO_3-Zufuhr (Serie N_2). Ein Zusatz von verschiedenen Mengen H_3PO_4 wirkte auf die Pflanzenentwicklung in der K-Erde nicht ein (s. Fig. 43).

Wie auch aus Versuch 4 hervorging, war die Pflanzenentwicklung in der H-Erde bei wechselnden NH_4NO_3- und H_3PO_4-Zusätzen genau entgegengesetzt. So wurde das Gewicht der Pflanzen durch Nitratzufuhr bei irgendeiner der angewendeten Lichtstärken nicht in nennenswert höherem Grade beeinflusst (Fig. 44). Dagegen reagierten die Pflanzen bei Zusatz von H_3PO_4. Ein H_3PO_4-Zusatz bei 12 % Licht führte nur eine sehr unbedeutende Erhöhung des Pflanzengewichts herbei, bei 23 % Licht war aber die Zunahme schon etwas grösser, und bei 49 % Beleuch-

tung nahm die Pflanzenentwicklung, wie bei Versuch 4 erwähnt, besonders stark zu, sogar bei nur geringem Zusatz (P_1, Fig. 45).

Hinsichtlich der Mykorrhizabildung bestand völlige Übereinstimmung mit den Ergebnissen des Versuchs 2. Die Mykorrhizafrequenz nahm in der K-Erde bei einer Lichtsteigerung bis zu 23 % stark zu, wo sie ihren annähernden Höchstwert (48 %) erreichte. In der H-Erde trat bei 23 % Licht eine ähnlich rasche Zunahme bis hinauf zu 58 % Mykorrhiza

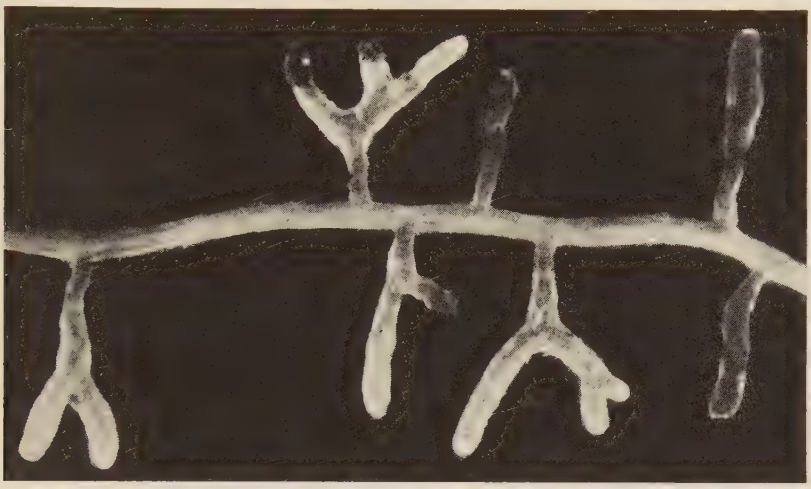


Fig. 47. *A*-Mykorrhizen bei Kiefer, aufgezogen im Rohhumus K (mit destilliertem Wasser begossen) bei 12 % Licht. — Die Mykorrhizen sind oft an den Spitzen mit einem schwarzen Überzug von *M. R. atrovirens* versehen. Rechts typische *Da*-Mykorrhizen. 10fache Vergr. Versuch 7.

ein. Diese Erde unterschied sich jedoch von der vorigen dadurch, dass den Pflanzen bei 12 % Beleuchtung Mykorrhiza völlig fehlte; ferner nahm die Mykorrhizafrequenz stark zu bis zu 49 % Licht, wo sie den Wert 78 % erreichte. Auch in diesem Falle wurde also völlige Übereinstimmung mit dem entsprechenden Ergebnis in Versuch 2 festgestellt.

Ebenso wie bei 49 % Beleuchtung nahm die Mykorrhizabildung (s. Tab. 33 und 34) bei 23 % Licht in der K-Erde nach NH_4NO_3-Zusatz stark ab (Fig. 42), hielt sich aber im grossen ganzen in der H-Erde konstant (Fig. 44). Bei 12 % Beleuchtung war das Mykorrhizavorkommen in der K-Erde unbedeutend (14 %) und verminderte sich weiterhin bei Nitratzufuhr. Wie bereits erwähnt, fehlten Mykorrhizen völlig bei 12 % Beleuchtung in der H-Erde. Zufuhr von H_3PO_4 änderte nicht die zunehmende Tendenz der Mykorrhizafrequenz bei Lichtsteigerung. Dagegen trat bei Zusatz von Phosphorsäure zu der K-Erde eine sehr beachtliche

Tabelle

Wachstum und Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern, aufgezogen Lichtstärken (vgl. Tab. 27).

	12 % Licht				
	Dest. Wasser	N_1	N_2	N_4	P_1
Anzahl untersuchter Pflanzen	24 24	23 25	24 24	25 24	23 24
Trockengewicht des Sprosses in mg	22,1 ± 2,1 17,1 ± 2,0	26,2 ± 2,0 20,8 ± 1,0	23,0 ± 1,2 26,2 ± 1,8	23,9 ± 2,4 29,3 ± 2,1	16,2 ± 2,1 21,0 ± 1,8
Trockengewicht der Wurzel in mg	7,1 ± 1,4 5,3 ± 1,3	7,2 ± 1,2 5,6 ± 0,9	6,1 ± 1,6 7,3 ± 2,0	5,8 ± 1,8 6,6 ± 1,3	6,1 ± 1,4 7,5 ± 1,7
Verhältnis Spross/Wurzel	3,1 3,2	3,6 3,7	3,8 3,6	4,1 4,4	2,7 2,8
Durchschnittslänge des Stengels in mm	41 40	44 41	44 45	44 43	41 41
Durchschnittslänge der Langwurzeln in mm	141 128	136 125	142 140	123 134	201 220
Anzahl Kurzwurzeln je Pflanze	25 20	21 19	14 16	8 10	29 35
Anzahl Nadeln je Pflanze	22 20	24 23	24 26	28 30	22 21
Durchschnittliche Nadellänge in mm	16 15	17 17	17 18	18 18	14 15
A- und *B*-Myk. in % der Kurzwurzeln	12 ± 2,4 16 ± 2,3	7 ± 1,0 9 ± 1,2	3 ± 0,5 3 ± 0,8	3 ± 0,5 1 ± 0,6	39 ± 3,2 33 ± 2,4
C-Myk. do.	+ 0	0 0	0 0	0 0	0 2
Da-Myk. do.	2 3	3 1	1 0	2 0	1 0
Dn-Myk. do.	20 17	16 14	12 15	2 1	22 14
Pseudomyk. do.	66 64	74 76	84 82	93 98	38 51

Erhöhung der Mykorrhizabildung bei 12 % Licht ein (Fig. 43). Bei 23 und 49 % Beleuchtung trat ebenfalls eine ähnliche Steigerung ein, wenn auch verhältnismässig nicht so stark wie beim Beschattungsgrade 12 %. In der H-Erde wirkte ein Zusatz von Phosphorsäure sowohl bei 23 wie bei 49 % Licht in genau entgegengesetzter Weise, indem nämlich die Mykorrhizafrequenz stark abnahm (s. Fig. 45).

Ausser den genannten Versuchsserien umfasste der vorliegende Versuch auch weitere Serien, in denen sowohl löslicher Stickstoff wie auch Phosphor zugeführt wurde (Serien N_1P_1, N_1P_4, N_4P_1, N_4P_4), welche jedoch nicht näher behandelt zu werden brauchen. Die niedrigen Bestrahlungsstärken glichen auch bei den Pflanzen in diesen Töpfen die durch die Beschaffenheit des Substrates verursachten Unterschiede aus. Bei keiner Pflanze in diesen

33.

im Rohhumus K nach Zusatz von NH_4NO_3 und H_3PO_4 bei verschiedenen
Versuch 7.

12 % Licht		23 % Licht						
P_2	P_4	Dest. Wasser	N_1	N_2	N_4	P_1	P_2	P_4
24	24	25	23	24	25	23	24	23
24	23	23	24	24	24	24	24	24
20,6 ± 1,8	17,4 ± 2,1	34,1 ± 3,1	63,1 ± 3,4	64,4 ± 3,4	76,1 ± 2,4	34,1 ± 3,1	33,4 ± 2,6	27,8 ± 3,0
17,8 ± 1,8	21,2 ± 1,7	26,5 ± 3,0	72,5 ± 3,1	74,8 ± 3,6	68,3 ± 3,0	26,3 ± 2,9	28,2 ± 2,4	36,6 ± 2,8
7,8 ± 0,9	5,9 ± 1,2	22,2 ± 2,1	18,3 ± 3,0	19,4 ± 3,0	26,0 ± 2,5	22,8 ± 2,8	21,9 ± 3,4	16,7 ± 2,5
5,6 ± 1,3	7,7 ± 1,2	16,4 ± 2,5	25,5 ± 2,6	27,0 ± 2,6	19,2 ± 2,5	15,2 ± 2,4	16,5 ± 2,6	22,1 ± 2,7
2,6	2,9	1,5	3,4	3,3	2,9	1,5	1,5	1,7
3,2	2,8	1,6	2,8	2,8	3,6	1,7	1,7	1,6
40	40	48	57	56	55	41	40	40
40	40	47	56	57	53	41	40	41
236	229	422	454	446	442	417	420	402
214	251	409	478	480	416	398	400	424
33	30	53	48	35	32	50	52	38
28	31	49	53	40	26	46	50	43
22	21	26	38	36	37	24	25	24
22	22	24	40	36	36	23	23	24
16	15	19	25	25	25	18	17	17
14	15	18	26	25	24	17	16	17
38 ± 2,8	47 ± 3,2	44 ± 3,2	43 ± 4,1	27 ± 3,2	21 ± 2,2	55 ± 3,6	60 ± 2,4	68 ± 3,8
44 ± 3,1	39 ± 3,0	52 ± 3,6	35 ± 3,4	25 + 2,5	17 ± 2,1	61 ± 3,8	66 ± 3,6	62 ± 3,3
+	0	0	0	+	0	2	3	0
0	0	2	1	0	0	1	1	0
0	1	3	2	3	1	4	5	4
2	1	4	3	3	2	5	4	4
17	11	16	12	13	15	19	21	15
15	13	14	17	18	13	21	16	13
45	41	37	43	57	63	20	11	13
39	47	28	44	54	68	12	13	21

Kombinationsversuchen bildete sich Mykorrhiza bei den geprüften Lichtstärken.

Das Bild der Mykorrhiza in den verschiedenen Versuchserden ist oben beschrieben worden. Von besonderem Interesse ist jedoch das wechselnde Bild der *A*-Mykorrhizen bei verschiedenen Lichtstärken. Bei starker Beschattung (12 %) bekamen sie einen viel dünneren Mantel, überzogen sich in grossem Ausmasse mit schwarzem Myzel vom *M. R. atrovirens*-Typ und waren somit zu *Da*-Mykorrhizen umgebildet (s. Fig. 47).

Aus Tab. 35 geht hervor, dass der Stickstoffgehalt in den Pflanzen, ausgedrückt in % des Trockengewichts, am Ende des Versuchs ungefähr gleich gross war bei 12 oder 23 % wie bei 49 % Beleuchtung

Tabelle

Wachstum und Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern, aufgezogen stärken (vgl. Tab. 28).

	12 % Licht				
	Dest. Wasser	N_1	N_2	N_4	P_1
Anzahl untersuchter Pflanzen . . .	25 23	24 24	24 23	24 24	23 24
Trockengewicht des Sprosses in mg	23,7 ± 2,7 29,7 ± 2,9	27,4 ± 2,1 28,6 ± 2,4	29,4 ± 3,0 27,4 ± 2,6	27,5 ± 2,4 30,9 ± 2,9	30,0 ± 3,1 27,2 ± 2,4
Trockengewicht der Wurzel in mg .	6,0 ± 1,0 7,2 ± 0,8	5,9 ± 0,9 8,1 ± 1,2	7,5 ± 0,9 6,3 ± 1,0	5,9 ± 1,0 6,9 ± 0,4	7,1 ± 0,5 6,1 ± 0,7
Verhältnis Spross/Wurzel	3,9 4,1	4,6 3,5	3,9 4,3	4,7 4,5	4,2 4,5
Durchschnittslänge des Stengels in mm	40 41	42 43	46 46	45 46	45 46
Durchschnittslänge der Langwurzeln in mm	144 152	169 188	196 182	160 164	209 214
Anzahl Kurzwurzeln je Pflanze . .	10 11	13 13	10 10	9 10	13 14
Anzahl Nadeln je Pflanze	26 28	36 36	36 34	35 36	41 38
Durchschnittliche Nadellänge in mm	22 24	30 30	32 30	31 31	34 33
A- und *B*-Myk. in % der Kurzwurzeln	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0
C-Myk. do.	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0
Da-Myk. do.	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0
Dn-Myk. do.	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0
Pseudomyk. do.	100 100	100 100	100 100	100 100	100 100

(vgl. Tab. 30). Beachtenswert ist der höhere prozentuale Stickstoffgehalt nach Zusatz von H_3PO_4 in den beschatteten Pflanzen gegenüber denen in vollem Lichte. Dies dürfte sich jedoch durch die herabgesetzte Assimilationstätigkeit erklären lassen, wodurch das Trockengewicht der Pflanzen geringer wurde.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass bei niedrigen Bestrahlungsstärken der Lichtfaktor in hohem Grade und vor allen anderen Faktoren bestimmend auf die Mykorrhizabildung einwirkte. Jedoch hat die Beschaffenheit des Substrats eine gewisse Rolle für die Mykorrhizabildung auch bei schwachen Lichtintensitäten gespielt. So entwickelte sich My-

34.

im Torf H nach Zusatz von NH_4NO_3 und H_3PO_4 bei verschiedenen Licht- Versuch 7.

12 % Licht		23 % Licht						
P_2	P_4	Dest. Wasser	N_1	N_2	N_4	P_1	P_2	P_4
23	24	24	23	25	23	24	23	24
23	23	23	24	24	24	24	24	24
31,4±3,0	28,5±2,5	44,6±2,4	53,4±2,4	47,6±3,1	50,1±3,1	91,4±3,4	88,2±2,4	87,4±2,3
27,2±2,2	31,1±2,9	51,8±2,5	48,4±3,0	57,0±3,3	59,3±3,2	83,0±2,9	84,4±2,6	83,4±3,1
7,6±0,7	6,5±0,9	16,6±1,4	20,2±1,5	14,2±1,7	13,6±1,4	25,6±2,1	25,2±1,2	24,1±1,5
6,6±0,5	7,3±0,8	19,8±1,6	15,2±1,7	18,4±1,5	17,2±2,0	20,2±1,9	22,6±1,4	20,7±1,3
4,1	4,4	2,7	2,6	3,4	3,7	3,6	3,5	3,6
4,1	4,3	2,6	3,2	3,1	3,4	4,1	3,7	4,0
47	46	44	44	45	45	55	63	62
46	46	45	44	46	45	54	62	61
229	221	340	402	354	341	409	468	451
213	240	356	361	380	355	413	442	439
12	11	41	42	34	29	37	46	35
12	12	46	38	32	33	39	42	36
38	35	32	34	34	36	47	46	40
38	37	34	35	36	38	46	46	38
32	33	19	20	20	20	24	23	24
32	33	20	20	20	19	23	23	23
0	0	64±3,8	54±3,0	55±3,5	47±3,1	53±3,2	41±2,9	29±2,7
0	0	52±4,1	58±3,2	49±2,5	43±2,6	47±3,0	47±2,7	37±3,1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
100	100	36	46	45	53	47	59	71
100	100	48	42	51	57	53	53	63

korrhiza überhaupt nicht bei 12 % Licht in der H-Erde, dagegen aber in der K-Erde, sogar bei der stärksten Nitratzufuhr (Serie N_4). Hinsichtlich der Einwirkung von löslichem Stickstoff hat der Versuch die früheren Ergebnisse weiterhin bestätigt, dass nämlich dieser Faktor auf die Mykorrhizafrequenz herabsetzend wirkt, besonders bei schwachem Licht. Jedoch scheint diese herabsetzende Wirkung nicht so ausgeprägt aufzutreten, wenn im Substrat Mangel an Phosphorsäure vorliegt, wie in der untersuchten H-Erde.

Anderseits hat der Versuch gezeigt, dass ein Zusatz von Phosphorsäure zu der K-Erde sogar bei starker Beschattung (12 %) eine stark ge-

Tabelle 35.

Stickstoff (in % des Trockengewichts) in einjährigen Kiefern, aufgezogen im Rohhumus K und Torf H bei variierendem Zusatz von NH_4NO_3 und H_3PO_4 und zwei verschiedenen Lichtstärken. Versuch 7.

	12 % Licht							23 % Licht						
	Dest. Wasser	N_1	N_2	N_4	P_1	P_2	P_4	Dest. Wasser	N_1	N_2	N_4	P_1	P_2	P_4
Rohhumus K														
Spross . .	2,36	2,58	2,80	2,96	2,44	2,36	2,37	2,36	2,80	3,12	3,20	2,06	2,00	1,94
Wurzel . .	2,00	2,21	2,42	2,52	1,86	1,68	1,67	1,94	2,24	2,38	2,47	1,78	1,75	1,69
Torf H														
Spross . .	2,36	2,55	2,80	2,84	2,34	2,30	2,23	2,30	2,51	2,91	3,12	2,32	2,34	2,20
Wurzel . .	2,13	2,20	2,42	2,42	2,04	1,98	1,95	1,96	2,08	2,33	2,56	1,83	1,86	1,75

steigerte Mykorrhizabildung hervorrufen kann. Diese Wirkung wurde auch bei entsprechenden Versuchen mit dem Rohhumus D beobachtet (Versuch 6), wenn auch in schwächerem Grade (s. Fig. 40).

6. Der Einfluss von Kalium und Kalzium.

Versuch 8. Die Mykorrhizaentwicklung bei Kiefer nach Zusatz von Kalium und Kalzium zu verschiedenen Humusformen. (1941)

Der Versuch bildet eine Ergänzung zum Versuch 1 mit Bezug auf Kalium und Kalzium, indem nämlich diese Stoffe jeder für sich zugeführt wurden, anstatt dass sie, wie im genannten Versuch, in den zugesetzten Nährlösungen fehlten.

Versuchsanordnung. Für den Versuch wurden Rohhumus K, Torf H, Humus + Sand V sowie Rohhumus D verwendet. Hinsichtlich KCl und $CaCl_2$ wurden folgende Nährlösungen angewandt, berechnet nach MITCHELLS (1939) Optimumkonzentrationen (die übrigen Konzentrationen wurden unter mehreren empirisch erprobten ausgewählt):

KCl	382,0	mg	per	Liter	Nährlösung,	entsprechend	955,0	mg	je	Topf
$CaCl_2$	832,5	»	»	»	»	»	2 081,3	»	»	»
$Ca(OH)_2$	769,5	»	»	»	»	»	1 923,8	»	»	»
$CaCO_3$							10 000,0	»	»	»
NaOH	415,0	»	»	»	»	»	1 037,5	»	»	»

$CaCO_3$ wurde nur dem Torf H beigemischt. NaOH wurde in einer Konzentration zugesetzt, von der empirisch festgestellt worden war, dass sie p_H

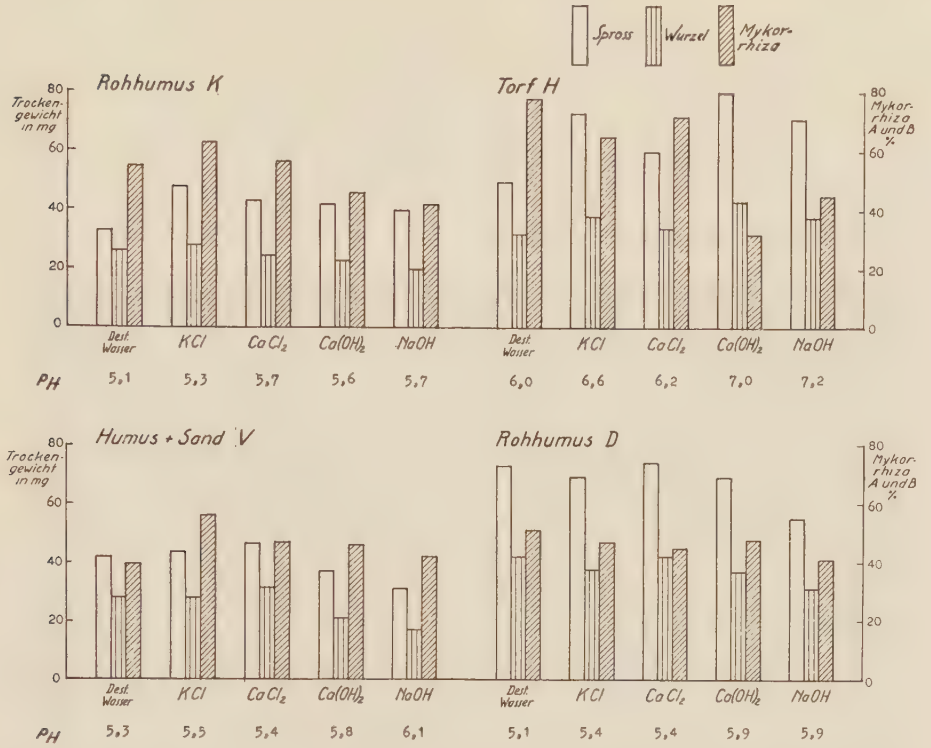


Fig. 48. Wachstum und Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern, aufgezogen in verschiedenen Humusformen bei Zusatz von KCl, $CaCl_2$, $Ca(OH)_2$ und NaOH. Versuch 8.

auf ungefähr dem gleichen Niveau wie beim Zusatz von $Ca(OH)_2$ hielt; dies, um zu untersuchen, ob der eventuelle Einfluss von $Ca(OH)_2$ eine p_H-Wirkung war oder nicht.

Versuchsergebnisse. Wie aus Fig. 48 hervorgeht, hatte ein Zusatz von KCl keinen oder nur einen unbedeutenden Effekt auf das Pflanzenwachstum ausser in der H-Erde, wo die Pflanzen kräftiger wurden als bei Zufuhr nur von destilliertem Wasser. Zufuhr von $CaCl_2$ scheint in keiner Erde in irgendwelchem höheren Grade das Pflanzenwachstum beeinflusst zu haben, obwohl mitunter eine deutliche fördernde Tendenz beobachtet werden konnte. $Ca(OH)_2$-Zusatz steigerte merkbar das Pflanzengewicht in der H-Erde, nicht aber in den anderen Erden. Mit dem Kalkzusatz wurde p_H natürlich in alkalischer Richtung verschoben, jedoch (in der H-Erde) nie mehr als um eine Einheit (s. Fig. 48). Bei Zusatz von NaOH in solcher Menge, dass p_H ungefähr den gleichen Wert erreichte wie nach Zusatz von $Ca(OH)_2$, erfolgte die Pflanzenentwicklung auch in der H-Erde im grossen ganzen in derselben Weise wie bei $Ca(OH)_2$- Zusatz. Es dürfte daher nicht unwahrscheinlich sein, dass die eingetretene Stei-

gerung auf der Veränderung von p_H oder der dadurch vielleicht hervorgerufenen vermehrten Umsetzung im Substrat beruht.

Hinsichtlich der Mykorrhizabildung geht aus Fig. 48 hervor, dass sie nicht in nennenswertem Grade von den zugesetzten Stoffen beeinflusst wurde, ausser in der H-Erde, wo Zufuhr von $Ca(OH)_2$ ebenso wie von NaOH das Mykorrhizavorkommen auf ungefähr die Hälfte jener Frequenz herabsetzte, die sie nach Zufuhr lediglich von destilliertem Wasser er-

Fig. 49. Ektendotrophe Mykorrhizen mit dunkelbrauner, rauher Oberfläche, ohne oder mit sehr dünnem Hyphenmantel; Kiefer, aufgezogen im Torf H mit beigemischtem $CaCO_3$. 10fache Vergr. Versuch 8.

reicht hatte. Durch Beimischung von 10 g $CaCO_3$ je Topf verminderte sich ebenfalls die Mykorrhizafrequenz auf 34 % der Kurzwurzeln. (Das Sprossgewicht belief sich im Durchschnitt auf 52,4 mg und das Wurzelgewicht auf 37,2 mg, was ungefähr der Entwicklung bei Zusatz lediglich von destilliertem Wasser entspricht.) Die Mykorrhiza erfuhr in dieser Versuchsreihe eine beachtliche Veränderung in anatomischer Hinsicht, indem der Mantel durchwegs dunkelbraun und dünner wurde als bei Zusatz nur von destilliertem Wasser (Fig. 49). Ausserdem waren fast alle untersuchten Mykorrhizen von deutlich ektendotrophem Typ. Eine Zufuhr von $CaCO_3$ zum untersuchten Torf, in dem sich unter normalen Verhältnissen nur ektotrophe Mykorrhizen bildeten, konnte somit ektendotrophe Mykorrhizen hervorrufen.

Wie chemische Analysen gezeigt haben, war der Gehalt der Pflanzen

an Stickstoff, Phosphor, Kalium und Kalzium im grossen ganzen nach dem Zusatz der verschiedenen Stoffe der gleiche, wenn man den etwas erhöhten Gehalt an Kalium nach Zufuhr von KCl und an Kalzium bei Zusatz von $CaCl_2$ und $Ca(OH)_2$ ausnimmt.

Der Versuch hat somit gezeigt, dass eine Zufuhr von Kalium und Kalzium zu den untersuchten Humusformen auf die Mykorrhizabildung nicht nennenswert einwirkte. Eine ausführlichere Untersuchung mit systematischer Variation von K und Ca im Substrat unter aseptischen Verhältnissen wird in Versuch 13 wiedergegeben.

7. Der Einfluss von Holzasche.

Versuch 9. Die Mykorrhizaentwicklung bei Kiefer in verschiedenen Humusformen nach Beimischung von Holzasche. (1941)

Der Versuch ist eine unter kontrollierten Verhältnissen vorgenommene Wiederholung der früher erwähnten (s. S. 52) Aschendüngungsversuche, die auf den Hällmyren-Mooren in der Provinz Västerbotten durchgeführt wurden. Aus diesen Versuchen in der Natur hat sich ergeben, dass die Bäume sich nach Aschenzufuhr besonders günstig entwickelten, während dagegen die Mykorrhizabildung anfänglich relativ schwach war (Björkman 1941).

Versuchsanordnung. Die verwendete Holzasche (von Fichte) wurde am Versuchsbeginn sehr genau den Versuchserden in folgenden Volumverhältnissen beigemischt: 0,5, 1, 2, 4 und 8 %, entsprechend je 5 000, 10 000, 20 000, 40 000 und 80 000 kg per ha bei einer berechneten Torftiefe von 20 cm (vgl. Eneroth 1931). Als Versuchserden wurden Rohhumus K, Torf H sowie Humus + Sand V angewendet. Die Töpfe wurden im Möller-Gewächshaus aufgestellt und lediglich mit destilliertem Wasser begossen.

Versuchsergebnisse. Wie aus umstehender Fig. 50 hervorgeht, nahm das Wachstum der Pflanzen in allen Erden bei den Aschenkonzentrationen 0,5, 1, 2 und 4 Volumprozent zu, ging jedoch bei Zusatz von 8 % Asche zurück. Auch die Farbe veränderte sich bei dieser Konzentration, indem die Nadeln mehr oder weniger gelbbraun wurden, und die Mykorrhizabildung nahm stark ab, besonders in der H-Erde (in der K-Erde kam Mykorrhiza sogar bei 8 % Aschenbeimischung vor).

Von besonderem Interesse ist in diesem Zusammenhang die Aschenzufuhr zum Torf aus dem Norra Hällmyren-Moor (Torf H), weil diese mit dem in der Natur ausgeführten Versuch verglichen werden kann. Hierbei ist jedoch zu bemerken, dass die Aschenzufuhr draussen in der Natur im Jahre 1918 (3 300 kg/ha) bzw. 1926 (12 500 kg/ha) vorgenommen

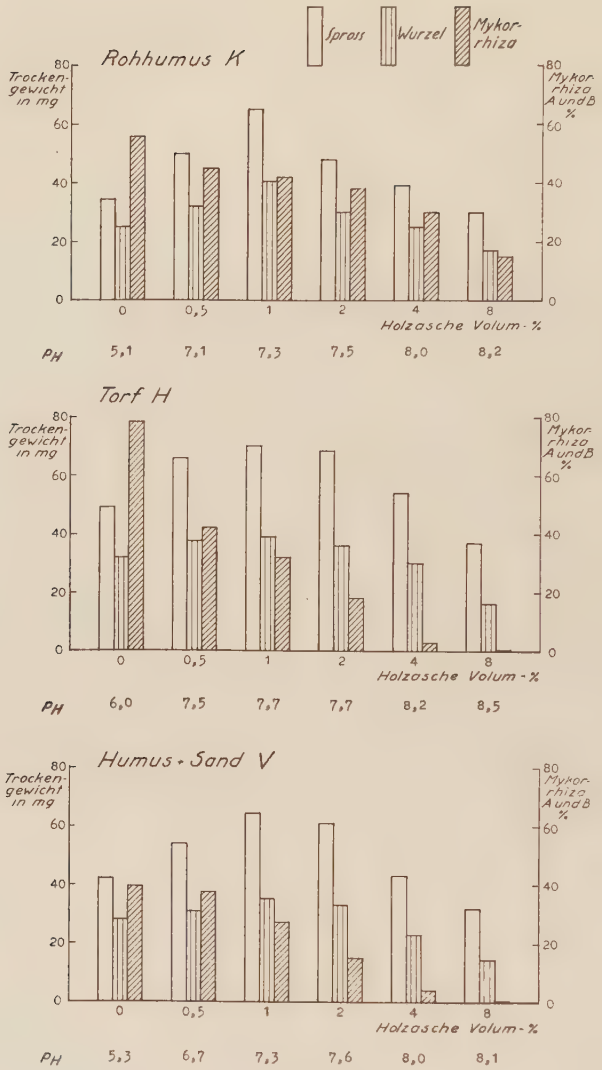


Fig. 50. Wachstum und Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern, aufgezogen in verschiedenen Humusformen mit beigemischter Holzasche. Versuch 9.

wurde; daher hatte der Boden zum Zeitpunkt der Untersuchung Gelegenheit gehabt, sich in hohem Grade in Richtung auf einen typisch mullartigen Zustand umzubilden, und sicherlich war allmählich ein ganz anderes mikrobiologisches Gleichgewicht eingetreten. Der Topfversuch hat jedoch im grossen ganzen das gleiche Resultat ergeben wie der Aschenversuch auf dem Norra Hällmyren-Moor: erhöhtes Pflanzenwachstum, aber ziemlich schlechte Mykorrhizabildung. Mit Rücksicht auf den

unerhört grossen Effekt der Aschendüngung in der freien Natur mag es eigentümlich scheinen, dass die Wirkung der Aschenzufuhr auf das Pflanzenwachstum im Topfversuch nicht noch grösser war (jedenfalls nicht so gross wie nach Zusatz einer niedrigen Konzentration Phosphorsäure).

Hinsichtlich des Aussehens der Mykorrhiza verdient hervorgehoben zu werden, dass sich mit erhöhter Aschenzufuhr ein starkes Vorkommen von *B*-Mykorrhizen anstatt von *A*-Mykorrhizen zeigte (s. Fig. 51).

Fig. 51. Typische Mykorrhizen bei Kiefer, aufgezogen im Torf H mit beigemischter Holzasche (2 Volumprozent). Alle Mykorrhizen sind vom *B*-Typ und haben einen sehr dünnen Mantel. 10fache Vergr. Versuch 9.

Der Effekt der Asche im Naturversuch dürfte, wie erwähnt, zum grossen Teil auf einer durchgreifenden Veränderung des Bodenzustandes und der mikrobiologischen Konstellation beruhen. In dem Topfversuch konnte nur der mehr unmittelbare Effekt der Asche studiert werden. Aus chemischen Analysen ging hervor, dass der prozentuale Stickstoffgehalt der Pflanzen bei den verschiedenen Aschenzusätzen in allen Versuchserden gleich gross war. Auch die Phosphoraufnahme hielt sich im allgemeinen konstant. Dagegen scheint der prozentuale Gehalt an Kalium und Kalzium mit der Aschenzufuhr stark zugenommen zu haben. Es kann durch den Versuch nicht entschieden werden, inwieweit die verminderte Mykorrhizabildung dem erhöhten internen Gehalt an K und Ca nach dem Aschenzusatz zugeschrieben werden muss oder zurückzuführen ist auf die starke Steigerung der p_H-Werte bis hinauf zu 8,5 (Fig. 50), was mit

Sicherheit als äusserst ungünstig für die Virulenz der Pilze angesehen werden kann. Nach allem zu schliessen dürfte jedoch der letzterwähnte Faktor die grösste Rolle spielen (vgl. Versuch 13).

Möglicherweise liesse sich annehmen, dass die Bedeutung der Asche für das Wachstum der Bäume in ihrem Gehalt an sog. Spurenelementen oder »minor elements« liege. Es ist nämlich in den letzten Jahren nachgewiesen worden, dass die sog. Heidemoorkrankheit oder Urbarmachungskrankheit z. B. in Holland, Nordwestdeutschland oder Florida auf Kupfermangel im Boden beruht. Erst durch Kupferzusatz hat sich der Anbau der Getreidesorten und in gewissen Fällen von Bäumen als möglich erwiesen (vgl. z. B. Rademacher 1938; Hoffmann 1939; Mulder 1940; Scharrer 1940). Rademacher (1938) hat auch experimentell nachgewiesen, dass eine gewisse Menge Kupfer unter bestimmten Verhältnissen für Kiefernpflanzen notwendig ist (l. c., S. 152). In Schweden haben Svanberg & Nydahl zwei »Mangelgebiete« in bezug auf den Kupfergehalt des Bodens nachgewiesen, ein südliches, umfassend Teile von Kronobergs, Blekinge und Kristianstads Län sowie Öland und Gotland, und ein nördliches, umfassend Teile der Inlandsgebiete Nordschwedens. Niedriger Kupfergehalt ist besonders in Sand und Moorböden festgestellt worden.

Um zu erforschen, ob der Effekt der Asche auf das Pflanzenwachstum und die Mykorrhizabildung möglicherweise auf ihrem Kupfergehalt (129,4 γ per g Trockensubstanz) beruhen konnte, wurde eine Versuchsserie mit Zufuhr von $CuSO_4$ zum Torf H angeordnet. Die zugeführten Mengen wurden auf der Grundlage von Mulders ähnlichen Versuchen (1940) errechnet. Die Versuche sind nicht abgeschlossen und können daher noch nicht im einzelnen behandelt werden. Aus den bisher gewonnenen Erfahrungen hat sich jedoch ergeben, dass Kupfermangel in dem fraglichen Torf kaum die Ursache für das schlechte Wachstum der Bäume sein dürfte, weiter, dass der Effekt der Aschenzufuhr kaum in irgendwie nennenswertem Umfang auf den in ihr enthaltenen Spurenelementen beruhen dürfte. Es hat sich nämlich bisher gezeigt, dass eine Zufuhr von $CuSO_4$ in verschiedenen Konzentrationen weder die Pflanzenentwicklung noch die Mykorrhizabildung in irgendeiner bestimmten Richtung beeinflusste, obwohl es sich aus den durchgeführten Analysen erwies, dass die Versuchspflanzen Kupfer im wesentlichen proportional zu den zugeführten Mengen aufgenommen hatten (bis hinauf zu 25,5 γ per g Trockensubstanz) Auch eine Zufuhr von Hoaglands »A—Z-Lösung« (s. Robbins & Kavanagh 1938) in verschiedenen Mengen hat keinerlei Wirkung gezeigt.

Nach Svanberg & Nydahl (1941) ist ein Kupfergehalt von 5—7 γ per g getrockneter Probe Bodenvegetation aus schwedischen Böden als Durchschnittswert anzusehen. Wie Tab. 36 zeigt, ergab eine Analyse der Vegetation auf den Hällmyren-Mooren das Resultat, dass der Gehalt an Cu in der Bodenvegetation innerhalb aschengedüngter Partien mit besonders gutem Baumwuchs nicht grösser ist, als jener in der Vegetation innerhalb ungedüngter Teile der Moore ohne Waldbestand, sowie dass der Durchschnittswert bei ungefähr 5 γ per g Trockensubstanz liegt. Zum Vergleich mögen

Tabelle 36.

Kupfergehalt (γ Cu per g Trockensubstanz) in der Vegetation aus aschengedüngten und nicht gedüngten Partien aus den Norra und Södra Hällmyren-Mooren in der Provinz Västerbotten.

	Norra Hällmyren (12 500 kg Asche/ha; 1926)			Södra Hällmyren (3 000 kg Asche/ha; 1918)
	Scirpus caespitosus+Eriophorum vaginatum	*Calamagrostis purpurea*	*Betula verrucosa*-Laub	*Betula verrucosa*-Laub
Gedüngte Partien . .	—	5,8	5,6	7,1
Nicht gedüngte Partien	3,4	—	5,7	5,4

einige Werte für Kupfergehalt (Durchschnittszahlen aus je acht verschiedenen Analysen) in Kiefernpflanzen mitgeteilt werden, die in einigen der angewendeten Versuchserden aufgezogen wurden: Humus+Sand V 5,5, Rohhumus K 5,5, Torf H 4,3, Rohhumus D 7,2 sowie Sand S 3,3 γ per g getrockneter Probe.

Aus den ausgeführten orientierenden Versuchen geht hervor, dass kein Einfluss der Spurenelemente auf die Mykorrhizabildung nachgewiesen werden konnte. Gewisse Versuchsergebnisse sprechen jedoch dafür, dass ein Kupferzusatz vielleicht indirekt mit der Zeit einen fördernden Effekt ausüben kann, indem er die Umsetzung im Boden beeinflusst. Das Ergebnis der stattfindenden Untersuchungen wird in einem anderen Zusammenhang vorgelegt werden.

B. Kulturversuche mit Kiefer unter aseptischen Verhältnissen.[1]

1. Methodik.

Die Versuche wurden gemäss der von MELIN (s. MELIN 1936) ausgearbeiteten Methodik durchgeführt, wonach Baumpflanzen in geglühtem und gewaschenem Sand in Erlenmeyerkolben zusammen mit Reinkulturen bekannter Mykorrhizapilze aufgezogen werden. Als Kulturgefässe wurden 300-ccm-

[1] Man möchte meinen, dass Kolbenversuche mit geimpften wie ungeimpften Pflanzen unter wechselnden Verhältnissen in gewissem Grade auch die Frage der Bedeutung der Mykorrhiza für die Pflanzen beleuchten könnten. Diese Bedeutung der Mykorrhiza für den höheren Symbionten liegt wahrscheinlich in erster Linie, wie schon STAHL meinte, in der Mithilfe der Pilze bei der Nahrungsaufnahme unter ungünstigen äusseren Verhältnissen. Die zugesetzte unorganische Nährlösung dürfte indessen den Wurzeln der Pflanzen ebenso grosse Möglichkeiten wie dem Pilze bieten, innerhalb des beschränkten Fassungsraumes des Kolbens Nahrung aufzunehmen. Irgendein Effekt auf

Kolben aus Jenaglas verwendet. Jeder Kolben enthielt 150 g Sand und 40 ccm Nährlösung. In jedem Kolben wurde nur ein Keimling gezüchtet. Dadurch konnten zwar die einzelnen Pflanzen innerhalb jeder Versuchsserie unter möglichst gleichen Verhältnissen kultiviert werden, anderseits liess sich dabei aber kein so grosses Versuchsmaterial wie bei den Topfversuchen erzielen, weshalb nicht so allseitige chemische Analysen wie bei diesen möglich waren. Infizierte Kulturen sind natürlich immer ausgeschieden worden. Im allgemeinen wurden mindestens 10 Pflanzen der gleichen Versuchskombination aufgezogen. In den hier beschriebenen Versuchen waren die eingeimpften Mykorrhizapilze *Rhizopogon roseolus* und *Boletus variegatus*, die als in Reinkultur sehr kräftige Mykorrhizaerzeuger nachgewiesen worden sind (vgl. MELIN 1923 und MODESS 1941). Bei Herstellung der Nährlösungen wurden durchwegs Kahlbaums reine Chemikalien benutzt.

Sämtliche Kolben wurden im MÖLLER-Gewächshaus aufgestellt. Für die Untersuchung des Einflusses variierender Lichtstärken wurde die oben beschriebene Beschattungsanordnung (s. S. 68) angewendet, wodurch, wie erwähnt, die Pflanzen einer Strahlung von 12, 17 und 23 % des totalen Lichtes ausgesetzt wurden. Da die Glaswände der Kolben die einfallende Beleuchtung noch mehr herabsetzten, betrug diese in den Kolben nur je 10, 14 und 18 % des Lichtes im Freien (nach direkten Messungen mit Photoelementen). Das Licht im Gewächshaus, das nach früheren Berechnungen im Durchschnitt 49 % der Strahlung auf freiem Felde ausmachte, wurde in den Kolben auf 39 % reduziert.

2. Der Einfluss von Licht und Glukose.

Versuch 10. Die Mykorrhizaentwicklung bei gleichzeitiger Variation der Lichtstärke und der Glukosekonzentration im Substrat. (1941)

In Versuch 2 ist früher gezeigt worden, dass eine deutliche Übereinstimmung zu bestehen scheint zwischen der Abhängigkeit der Kohlenhydratproduktion und der der Mykorrhizabildung vom Lichtfaktor. Es liegt daher nahe anzunehmen, dass die Mykorrhizapilze lösliche Kohlenhydrate von ihrem Wirte erhalten. Um diesen Sachverhalt nachzuprüfen, wurde der vorliegende Versuch angeordnet, bei dem jungen, bei wechselnden Lichtstärken gezüchteten Kiefernpflanzen variierende Mengen Glukose zugeführt wurden.

---

die Pflanzenentwicklung durch die Mykorrhizabildung dürfte daher von vornherein in diesen Versuchen nicht zu erwarten sein. Chemische Analysen teils von geimpften, teils ungeimpften Pflänzchen haben auch bestätigt, dass irgendwelche grösseren Unterschiede hinsichtlich der aufgenommenen Nährstoffe bei den Versuchen nicht vorkamen. In den meisten Fällen sind daher geimpfte wie ungeimpfte Pflanzen für die Analyse gemeinsam behandelt worden. Versuche, um die Bedeutung der Mykorrhiza für die Bäume klarzulegen, müssten ganz anders angeordnet werden und sich über einen längeren Zeitraum erstrecken. Die im folgenden beschriebenen Kolbenversuche sollen, wie erwähnt, lediglich die Bedingungen der Mykorrhizabildung beleuchten.

Versuchsanordnung. Für den Versuch wurden 360 Kolben verwendet. Es wurde MELINS Nährlösung benutzt (MELIN 1936, S. 1082). Glukose wurde in folgenden Konzentrationen zugesetzt: 0,5, 2,5, 5 und 10 g per Liter Nährlösung, entsprechend je 20, 100, 200 und 400 mg Glukose je Kolben. Als Versuchspilze wurden *Rhizopogon roseolus* und *Boletus variegatus* benutzt. Die auf die Pflanzen fallende Lichtmenge belief sich auf 14, bzw. 18 und 39 % der vollen Beleuchtung.

Versuchsergebnisse. Es zeigte sich, dass erhöhte Zuckermengen im Substrat im grossen ganzen weder die Entwicklung der Sprosse noch die der Wurzeln bei verschiedenen Lichtstärken beeinflussten. Ungeimpfte Pflänzchen waren in der Regel etwas kräftiger und hatten vor

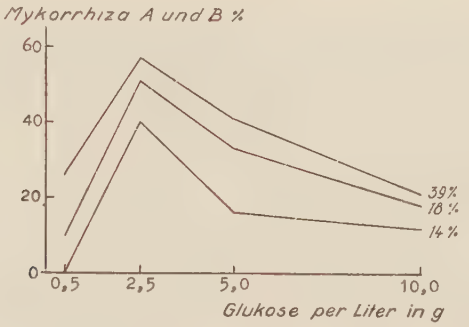


Fig. 52. Die Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern, aufgezogen in Sand unter aseptischen Verhältnissen bei variierenden Glukosekonzentrationen und geimpft mit *Boletus variegatus*. Versuch 10.

allem längere Wurzeln als die geimpften. Wie bereits früher (S. 129) hervorgehoben, ist man jedoch nicht berechtigt, hieraus irgendwelche Folgerungen hinsichtlich der Bedeutung der Pilze für die Pflanzen zu ziehen.

Am Ende des Versuchs wurde die in den Kolben zurückgebliebene Glukosemenge nach der Methode von BERTRAND (1906) bestimmt. Es ergab sich, dass in den Kolben mit geimpften Pflänzchen streng genommen aller Zucker verbraucht worden war, und auch bei den ungeimpften Pflanzen war die Glukosemenge stark vermindert oder ganz verschwunden.[1] Ob die Pflanzen den Zucker aufgenommen hatten, ehe die Pilze ihn sich in grösserem Umfange zunutze hatten machen können, wurde nicht näher untersucht; dies ist aber wahrscheinlich, wenn man das im allgemeinen ziemlich langsame Wachstum der Mykorrhizapilze berücksichtigt. — Die Menge reduzierender Substanz in Wurzeln ungeimpfter Pflanzen aus Kolben mit 200 mg Glukose belief sich bei 14 % Beleuch-

[1] Bei dem höchsten Glukosezusatz war jedoch in der Regel eine ziemlich reichliche Menge Zucker in den Versuchskolben zurückgeblieben.

tung auf 1,08 mg je Pflanze, bei 18 % auf 2,40 mg und bei 39 % auf 3,78 mg (am 7. Okt.).

Die Mykorrhizabildung wird in Fig. 52 dargestellt. Die stärkste Mykorrhizabildung trat bei allen untersuchten Lichtstärken in Kolben mit 100 mg Glukose (= 2,5 g/Liter) ein. Bei sehr hohem Zuckergehalt (400 mg je Kolben, entsprechend 10 g/Liter) entwickelte sich zwar der Pilz besonders kräftig im Sand, Mykorrhiza aber bildete sich nur in geringem Grade. Bei schwachen Lichtstärken entwickelte sich Mykorrhiza bedeutend leichter, wenn eine hohe Zuckerkonzentration im Substrat vorlag. Bei einer Zuckermenge von nur 20 mg je Kolben (= 0,5 g/Liter, d. h. die in MELINS Nährlösung angewendete Menge)

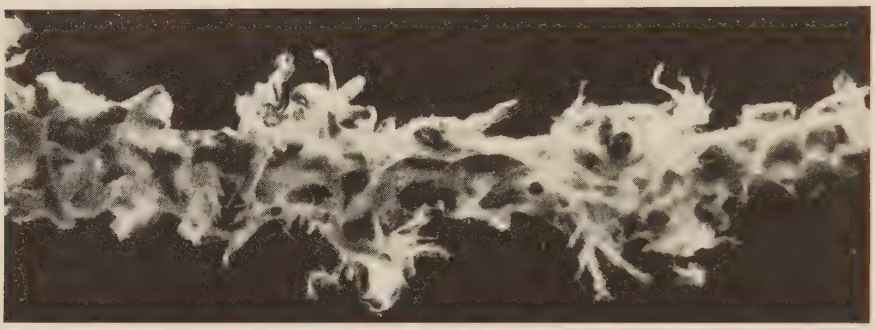


Fig. 53. Wurzelfragment einer einjährigen Kiefer, aufgezogen in Sand unter aseptischen Verhältnissen bei Zusatz von 10 g Glukose per Liter Nährlösung. Die Pflanze mit *Boletus variegatus* geimpft. Der Pilz hat das ganze Wurzelsystem umsponnen, doch ohne Mykorrhiza zu bilden. 10fache Vergr. Versuch 10.

bildeten sich bei 14 % Licht überhaupt keine Mykorrhizen, aber bei einer 5mal so hohen Zuckermenge (entsprechend 2,5 g/Liter) waren die Kurzwurzeln bei der gleichen Lichtstärke bis zu 40 % zu Mykorrhizen umgebildet.

Der eingeimpfte Pilz scheint also eine gewisse Zuckermenge im Substrat zu fordern, um die Wurzeln angreifen und Mykorrhizabildung auslösen zu können. Besonders gilt dies für schwache Lichtstärken, wo Zucker nur in geringer Menge aus den Wurzeln erhalten werden kann. Anderseits hält eine allzu hohe Zuckerkonzentration den Pilz dann davon ab, Mykorrhiza zu bilden. Es muss jedoch hervorgehoben werden, dass der Pilz in sämtlichen Kolben — auch in denen mit den höchsten Zuckermengen — durchwegs am stärksten rund um die Wurzeln entwickelt zu sein schien, die mitunter vollkommen von Hyphen umsponnen waren, auch wenn sich Mykorrhiza überhaupt nicht oder nur unbedeutend gebildet hatte (s. Fig. 53).

3. Der Einfluss von Licht, Glukose, Stickstoff und Phosphor.

Versuch 11. Die Entwicklung der Mykorrhiza bei verschiedenen Konzentrationen von Stickstoff und Phosphor sowie Glukose im Substrat. (1939)

Versuchsanordnung. Um dem eingeimpften Pilze ein erstes Wachstum zu ermöglichen, wurde die von MELIN (1936, S. 1082) benutzte Glukosemenge (0,5 g per Liter Nährlösung = 20 mg je Kolben) und ausserdem eine 10mal so grosse Menge (5 g per Liter oder 200 mg je Kolben) zugesetzt. Die Mengen der verschiedenen Salze in den zugesetzten Nährlösungen wurden auf Grund der von MELIN für »Syntheseversuche« angewandten Nährlösung (l. c., S. 1082) berechnet. Gemeinsam für alle Versuchskombinationen waren folgende Stoffe:

$CaCl_2$ 50 mg per Liter Nährlösung
$MgSO_4 + 7\ H_2O$ 150 » » » »
Ferricitrat 1,2 ccm 1 %iger Lösung per Liter

Tabelle 37.

Nährlösungen. Versuch 11.

Versuchsserie	mg/Liter Nährlösung						mg je Kolben		p_H	
	KCl	KH_2PO_4	$NaH_2PO_4 + H_2O$	$Na_2HPO_4 + 2\ H_2O$	$(NH_4)_2HPO_4$	$(NH_4)_2SO_4$	N	P	anfangs	am Ende
N_0P_0	260,4	23,3			11,4		0,10	0,32	6,0	5,7
N_0P_1		498,7	7,1	312,6	11.4		0,10	6,92	6,1	5,9
N_0P_2		498,7	520,8	646,5	11,4		0,10	13,84	6,4	6,0
N_0P_4		498,7	1 547,4	1 309,2	11,4		0,10	27,68	6,5	6,1
N_1P_0	260,4	23,3			11,4	238,5	2,12	0,32	6,2	5,8
N_1P_1		498,7	7,1		245,7	4,2	2,12	6,92	6,4	6,0
N_1P_2		498,7	520,8	324,4	249,9		2,12	13,84	6,4	6,0
N_1P_4		498,7	1 547,4	987,0	249,9		2,12	27,68	6,3	6,0
N_3P_0	260,4	23,3			11,4	738,3	6,36	0,32	6,2	5,8
N_3P_1		498,7	7,1		245,7	504,0	6,36	6,92	6,4	5,8
N_3P_2		498,7	520,8		491,0	258,3	6,36	13,84	6,4	5,8
N_3P_4		498,7	1 547,4	314,1	749,6		6,36	27,68	6,5	5,8
N_5P_0	260,4	23,3			11.4	1 238,0	10,60	0,32	6,2	5,7
N_5P_1		498,7	7,1		245,7	1 003,7	10,60	6,92	6,3	5,8
N_5P_2		498,7	520,8		491,0	758,1	10,60	13,84	6,2	5,8
N_5P_4		498,7	1 547,4		982,3	266,8	10,60	27,68	6,3	5,8

Die sonstige Zusammensetzung der Nährlösungen geht aus Tab. 37 hervor. Die Kalium- und Kalziumkonzentrationen wurden in allen Versuchskombinationen unverändert beibehalten. Stickstoff und Phosphor wurden variiert, wie in Tab. 37 angegeben. In Serie N_0P_0 wurden etwas — wenn auch sehr wenig — Stickstoff und Phosphor zugesetzt, um die erste Entwicklung des Pilzes nicht zu behindern. Der p_H-Wert wurde im allgemeinen in allen Versuchsserien konstant gehalten (Tab. 37). Der eingeimpfte Pilz war *Rhizopogon roseolus*. Sämtliche Kolben wurden im Gewächshaus aufgestellt, wobei die Pflanzen im Durchschnitt 39 % Licht erhielten. Der Versuch umfasste 660 Kolben.

Tabelle

Wachstum und Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern, aufgezogen
konzentrationen unter aseptischen

	P_0					
	N_0		N_1		N_3	
	Rhiz. ros.	Ungeimpft	*Rhiz. ros.*	Ungeimpft	*Rhiz. ros.*	Ungeimpft
						0,5 g Glukose
Anzahl untersuchter Pflanzen . . .	10	10	10	10	10	10
Trockengewicht des Sprosses in mg .	16,8 ± 1,4	17,1 ± 1,6	28,1 ± 1,7	29,7 ± 2,0	40,8 ± 2,1	45,1 ± 2,2
Trockengewicht der Wurzel in mg .	8,2 ± 0,6	9,0 ± 0,9	11,9 ± 0,9	13,1 ± 1,2	14,3 ± 0,9	16,2 ± 1,3
Verhältnis Spross/Wurzel	2,0	1,9	2,4	2,3	2,9	2,8
Durchschnittslänge des Stengels in mm	30	31	40	41	39	40
Durchschnittslänge der Langwurzeln in mm	115	112	152	200	156	171
Anzahl Kurzwurzeln je Pflanze . .	33	38	39	50	28	40
Anzahl Nadeln je Pflanze	21	22	22	23	26	26
Durchschnittliche Nadellänge in mm	11	11	16	16	18	19
A- und *B*-Myk. in % der Kurzwurzeln	4 ± 0,3	—	28 ± 1,4	—	12 ± 1,2	—
						5,0 g Glukose
Anzahl untersuchter Pflanzen . . .	10	10	10	10	10	10
Trockengewicht des Sprosses in mg .	17,5 ± 1,5	18,2 ± 1,8	28,5 ± 1,4	29,2 ± 1,6	41,2 ± 1,9	41,7 ± 1,6
Trockengewicht der Wurzel in mg .	8,2 ± 0,4	9,2 ± 0,5	11,4 ± 1,2	12,7 ± 6,9	14,4 ± 1,2	16,4 ± 0,8
Verhältnis Spross/Wurzel	2,1	1,9	2,4	2,3	2,7	2,5
Durchschnittslänge des Stengels in mm	32	31	41	41	40	42
Durchschnittslänge der Langwurzeln in mm	102	110	127	163	124	135
Anzahl Kurzwurzeln je Pflanze . .	18	24	19	28	17	28
Anzahl Nadeln je Pflanze	20	20	22	23	25	26
Durchschnittliche Nadellänge in mm	11	11	15	16	17	18
A- und *B*-Myk. in % der Kurzwurzeln	0	—	14 ± 1,2	—	10 ± 1,0	—

Versuchsergebnisse. Durch Erhöhung der Stickstoffkonzentration in der zugeführten Nährlösung nahmen die Pflanzen merkbar an Trokkengewicht zu, wie aus Tab. 38 und Fig. 54 hervorgeht. Dagegen beeinflusste Phosphorsäurezusatz die Pflanzenentwicklung nur unbedeutend; der Vorrat der jungen Keimlinge an diesem Stoff vom Samen her scheint also für die erste Entwicklung voll ausreichend gewesen zu sein. Ferner konnte bei den Versuchen mit den verschiedenen Zuckerzusätzen kein Unterschied im Trockengewicht der Pflanzen festgestellt werden. Bei erhöhter Stickstoffzufuhr wurden die Nadeln viel länger und kräf-

38.

in Nährlösung mit variierenden Glukose-, Stickstoff- und Phosphor-Verhältnissen. Versuch 11.

P_0		P_1							
N_5		N_0		N_1		N_3		N_5	
Rhiz. ros.	Ungeimpft	*Rhiz. ros.*	Ungeimpft	*Rhiz. ros.*	Ungeimpft	*Rhiz. ros.*	Ungeimpft	*Rhiz. ros.*	Ungeimpft
per Liter									
10	10	10	10	20	19	10	10	9	10
48,7 ± 2,4	46,9 ± 2,3	17,4 ± 1,8	16,8 ± 1,5	29,4 ± 1,6	31,4 ± 1,7	45,7 ± 2,0	50,0 ± 2,4	58,2 ± 2,1	57,2 ± 2,2
17,1 ± 1,1	17,0 ± 1,0	9,1 ± 0,8	8,2 ± 0,9	12,0 ± 1,1	14,4 ± 1,0	13,2 ± 0,9	14,8 ± 1,3	15,7 ± 1,4	15,0 ± 1,0
2,8	2,8	1,9	2,0	2,4	2,2	3,5	3,4	3,7	3,8
41	40	31	31	42	42	40	40	39	41
118	122	117	121	172	206	150	181	121	142
20	22	29	49	42	57	15	26	30	34
25	24	18	19	21	22	29	30	40	40
20	20	11	11	16	17	22	23	24	24
0	—	8 ± 0,3	—	32 ± 2,4	—	14 ± 1,4	—	5 ± 0,2	—
per Liter									
10	10	10	10	10	10	10	9	10	10
48,6 ± 2,4	48,2 ± 2,6	18,2 ± 1,2	17,9 ± 1,0	31,5 ± 2,2	34,1 ± 2,6	49,5 ± 2,4	52,1 ± 3,1	61,5 ± 2,2	66,2 ± 3,0
17,6 ± 1,2	17,4 ± 1,1	8,0 ± 0,3	8,4 ± 0,5	14,0 ± 0,9	15,4 ± 0,7	17,8 ± 1,7	18,9 ± 1,6	18,9 ± 1,5	20,3 ± 1,4
2,8	2,8	2,3	2,1	2,2	2,2	2,8	2,7	3,4	3,2
41	44	31	32	41	42	40	40	41	42
108	128	107	124	140	182	157	201	128	166
15	21	36	41	31	42	32	44	13	24
26	26	20	19	22	23	30	31	41	41
19	19	11	11	17	17	22	23	23	23
0	—	4 ± 0,3	—	30 ± 2,2	—	40 ± 2,2	—	18 ± 1,7	—

Tabelle

	P_2					
	N_0		N_1		N_3	
	Rhiz. ros.	Ungeimpft	*Rhiz. ros.*	Ungeimpft	*Rhiz. ros.*	Ungeimpft
						0,5 g Glukose
Anzahl untersuchter Pflanzen . . .	9	10	9	10	10	9
Trockengewicht des Sprosses in mg .	17,6±1,3	17,7±1,2	31,7±1,8	34,2±2,1	49,7±2,3	54,1±3,0
Trockengewicht der Wurzel in mg .	9,4±1,3	9,3±0,7	13,8±0,8	15,3±1,0	14,1±1,2	16,4±1,3
Verhältnis Spross/Wurzel	1,9	1,9	2,3	2,2	3,5	3,3
Durchschnittslänge des Stengels in mm	32	31	43	42	41	41
Durchschnittslänge der Langwurzeln in mm	116	134	201	241	181	203
Anzahl Kurzwurzeln je Pflanze . .	26	31	21	38	24	31
Anzahl Nadeln je Pflanze	16	16	21	22	24	25
Durchschnittliche Nadellänge in mm	11	11	17	17	22	22
A- und *B*-Myk. in % der Kurzwurzeln	7±0,6	—	24±1,5	—	8±0,3	—
						5,0 g Glukose
Anzahl untersuchter Pflanzen . . .	10	10	9	10	9	9
Trockengewicht des Sprosses in mg .	17,3±1,3	17,4±1,0	33,0±2,2	34,1±2,1	49,2±2,4	49,2±2,6
Trockengewicht der Wurzel in mg .	8,4±0,6	8,6±0,7	13,7±0,8	14,0±0,8	17,2±1,1	18,0±1,3
Verhältnis Spross/Wurzel	2,1	2,0	2,4	2,4	2,9	2,7
Durchschnittslänge des Stengels in mm	30	31	40	40	41	41
Durchschnittslänge der Langwurzeln in mm	96	114	131	188	142	207
Anzahl Kurzwurzeln je Pflanze . .	21	26	21	40	20	31
Anzahl Nadeln je Pflanze	18	19	22	22	26	27
Durchschnittliche Nadellänge in mm	11	11	17	17	22	22
A- und *B*-Myk. in % der Kurzwurzeln	6±0,4	—	32±1,8	—	42±2,5	—

tiger (sowie von einem dunkleren Grün), die Wurzeln dagegen kürzer und weniger verzweigt.

Aus Tab. 38 ergibt sich weiter, dass keine grösseren Unterschiede in der Entwicklung zwischen geimpften und ungeimpften Pflanzen bestanden. In der Regel scheint aber das Trockengewicht bei den ungeimpften im Durchschnitt etwas höher als bei den übrigen gewesen zu sein. Die Wurzellänge der ungeimpften Pflanzen war im Durchschnitt beinahe überall grösser als die der geimpften, besonders in solchen Versuchsserien, wo die Pilze Mykorrhiza gebildet hatten.

Hinsichtlich der Mykorrhizaentwicklung zeigen Tab. 38 und Fig. 54—55, dass sie äusserst schwach war, wenn sowohl Stickstoff wie Phosphor in den Kolben fast gänzlich fehlten (Serie N_0P_0). Wurde Phos-

38 (Forts.).

P_2		P_4							
N_5		N_0		N_1		N_3		N_5	
Rhiz. ros.	Unge-impft	*Rhiz. ros.*	Unge-impft	*Rhiz. ros.*	Unge-impft	*Rhiz. ros.*	Unge-impft	*Rhiz. ros.*	Unge-impft
per Liter									
8	9	7	8	9	9	8	9	7	8
58,5±2,6	60,6±3,2	18,0±1,7	20,4±1,8	30,4±1,6	28,4±2,1	46,3±2,8	47,4±2,6	52,5±2,8	53,1±3,2
14,4±1,4	17,1±1,5	9,2±0,8	10,2±0,7	14,0±0,8	12,8±0,9	12,4±1,2	12,9±1,1	14,7±1,2	15,5±1,1
4,1	3,5	2,0	2,0	2,2	2,2	3,7	3,7	3,6	3,5
42	43	31	31	41	43	42	41	42	42
139	185	129	166	144	162	121	138	101	109
16	19	29	27	25	41	23	24	16	16
40	40	18	20	24	24	31	32	28	28
23	23	11	11	17	17	21	21	20	21
0	—	7±0,2	—	22±1,5	—	0	—	0	—
per Liter									
9	10	9	8	10	10	8	9	8	8
57,6±2,3	60,0±2,6	17,1±1,0	17,1±0,8	29,8±1,4	30,1±2,0	47,2±2,4	47,4±2,6	53,8±2,3	53,6±2,1
18,1±1,5	19,4±1,1	8,8±0,7	8,7±0,5	14,0±1,1	14,2±0,9	15,9±1,1	16,0±1,2	14,5±1,4	15,6±1,5
3,2	3,1	1,9	2,0	2,1	2,1	3,0	3,0	3,7	3,4
41	42	31	32	40	41	41	41	42	42
123	154	98	114	111	134	146	152	115	124
21	27	15	19	23	35	24	38	22	25
40	42	18	18	24	25	32	32	30	30
23	23	11	11	16	16	21	21	21	22
10±0,8	—	8±0,5	—	33±2,3	—	35±2,6	—	0	—

phor, aber kein Stickstoff zugesetzt (Serie N_0P_1 usw.), dann erhöhte sich die Mykorrhizafrequenz etwas, wenn auch nur sehr unbedeutend. — Wurde dagegen der Stickstoffzusatz erhöht (Serie N_1), so stieg das Mykorrhizavorkommen ziemlich stark an, besonders wenn ausserdem Phosphor zugeführt wurde (Serie N_1P_1 usw.). — Bei weiterem Stickstoffzusatz (Serie N_3) ging die Mykorrhizabildung wieder zurück. Wurde der Phosphorzusatz in diesen Fällen erhöht (Serie N_3P_1 usw.), so zeigte sich ein bedeutender Unterschied zwischen den Versuchsserien, in denen nur 20 mg Glukose je Kolben, und jenen, wo 200 mg je Kolben zugeführt wurden, und zwar derart, dass die Mykorrhizafrequenz in den einen deutlich sank, in den andern aber sehr stark anstieg. In der Serie N_3P_4 war somit die Mykorrhizafrequenz im ersten Falle 0 %, im

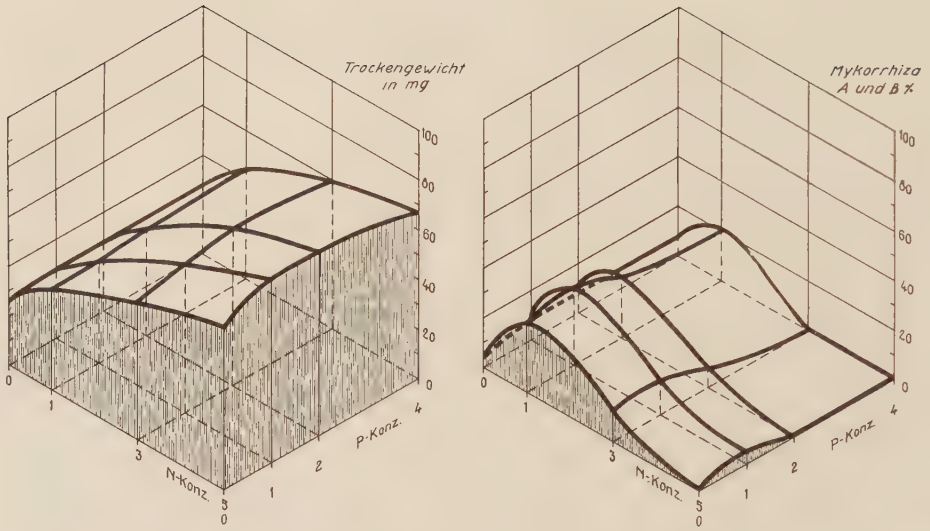


Fig. 54. Wachstum und Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern, aufgezogen in Sand unter aseptischen Verhältnissen bei verschiedenen Stickstoff- und Phosphorkonzentrationen und mit Zusatz von 0,5 g Glukose per Liter Nährlösung. Versuch 11.

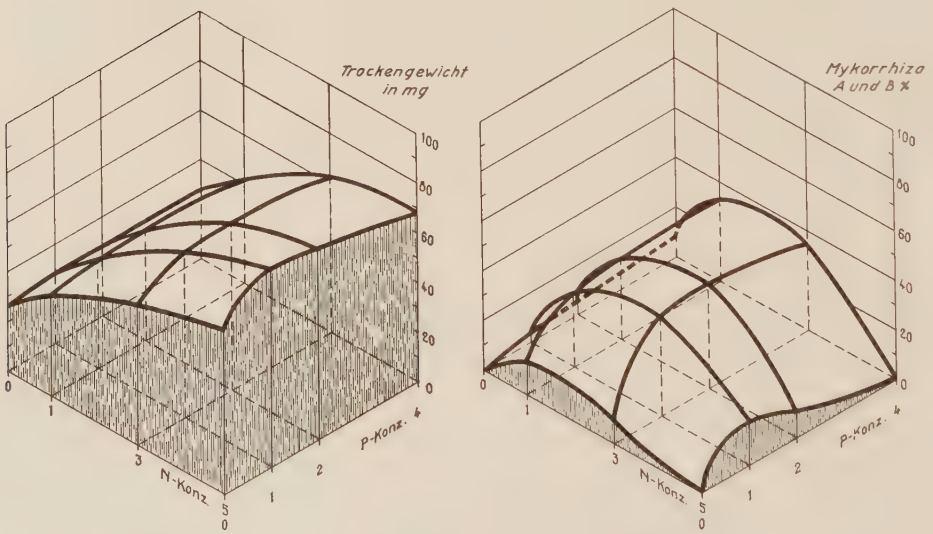


Fig. 55. Wachstum und Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern, aufgezogen in Sand unter aseptischen Verhältnissen bei verschiedenen Stickstoff- und Phosphorkonzentrationen und mit Zusatz von 5 g Glukose per Liter Nährlösung. Versuch 11.

zweiten dagegen 35 % (vgl. Fig. 54 und 55). — Beim höchsten Stickstoffzusatz schliesslich (Serie N_5) zeigte sich keine Mykorrhiza, wenn nicht auch Phosphor in mässigen Mengen zugesetzt wurde (Serien N_5P_1 und N_5P_2), wo sich etwas Mykorrhiza bildete, besonders in den Versuchsserien mit dem höchsten Zuckerzusatz. Bei der stärksten Phos-

Fig. 56. Nicht infizierte, dunkelbraune Kurzwurzeln ohne Wurzelhaare bei einjähriger Kiefer, aufgezogen in Sand unter aseptischen Verhältnissen. Serie N_0P_0 (vgl. Tab. 37). 10fache Vergr. Versuch 11.

phorzufuhr (Serie N_5P_4) war die Mykorrhizabildung wieder ganz unterdrückt.

Das Aussehen des Wurzelsystems ist in diesem Zusammenhang von grossem Interesse, da man durch dessen Untersuchung am Ende des Versuchs ein gutes Verständnis bekommen kann für die Leichtigkeit, womit sich in den einzelnen Fällen Mykorrhiza bildete. Es zeigte sich in den vorliegenden Versuchen ebenso wie in den Topfversuchen, dass die grössten Unterschiede durch die Variationen in den Stickstoffkonzentrationen verursacht waren. Wenn Stickstoff in den Versuchskolben fast völlig fehlte (Serie N_0), dann waren die Kurzwurzeln in der Regel schmal, dunkelbraun und oft verzweigt, ferner fehlten ihnen meistens gänzlich Wurzelhaare (Fig. 56). Der eingeimpfte Pilz wuchs besonders schlecht unmittelbar am Wurzelhals und drang nicht an den Wurzeln entlang in die Tiefe. — Wurde Stickstoff in niedriger Konzentration zuge-

Fig. 57. Typische *A*-Mykorrhizen bei einjähriger Kiefer, aufgezogen in Sand unter aseptischen Verhältnissen. Serie N_1P_1 (vgl. Tab. 37). Die Pflanze mit *Rhizopogon roseolus* geimpft. 10fache Vergr. Versuch 11.

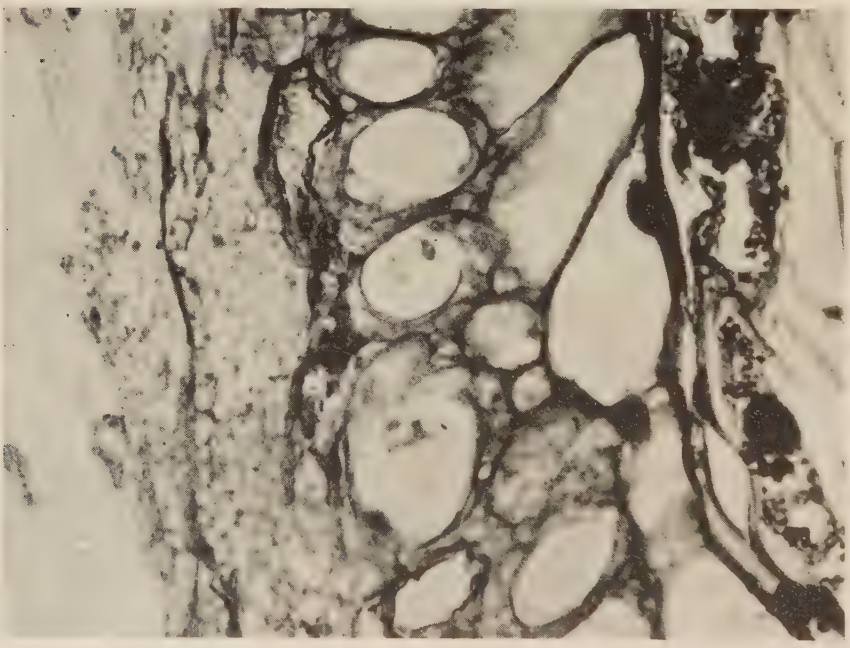


Fig. 58. Längsschnitt einer in Fig. 57 abgebildeten Mykorrhiza, konstituiert von *Rhizopogon roseolus*. Von dem dicken (etwa 35 μ) Mantel (links) geht ein kräftiges HARTIGsches Netz aus, das jedoch nur die äusserste Zellschicht der primären Rinde umgibt und nach innen viel dünner wird. 650fache Vergr. Versuch 11.

führt (Serie N_1), dann trat wie erwähnt optimale Myhorrhizabildung ein, besonders wenn ausserdem Phosphor zugesetzt wurde (Serie N_1P_1 usw.).[1] Fig. 57 zeigt eine typische Wurzelpartie mit kräftigen Mykorrhizen aus der Serie N_1P_1. Die Hyphen des Pilzes umspannen hier so gut wie das ganze Wurzelsystem und bildeten bei den zu Mykorrhizen umgebildeten Kurzwurzeln einen dicken (bis zu 40 μ), lockeren Mantel, von dem nach innen ein um die äusserste Zellreihe der primären Rinde liegendes, gut ausgebildetes Hartigsches Netz ausging, das jedoch nur selten bis an die Endodermis hinanreichte (Fig. 58). In anderen Fällen war der Pilz besonders gut entwickelt und umspann den grössten Teil

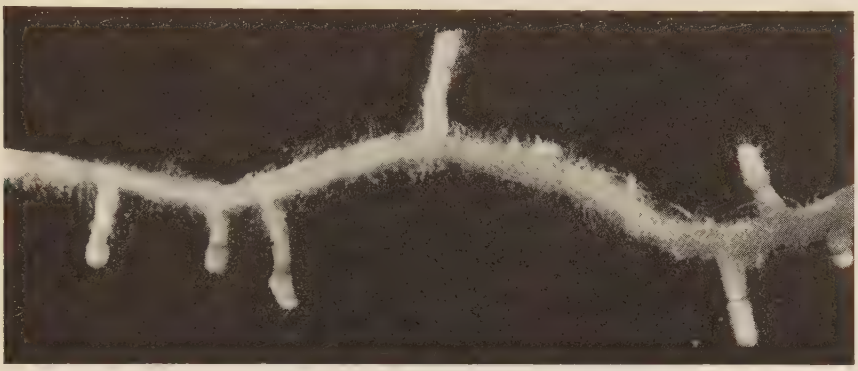


Fig. 59. Nicht infizierte, hellgelbe Kurzwurzeln mit Wurzelhaaren bei einjähriger Kiefer, aufgezogen in Sand unter aseptischen Verhältnissen. Serie N_3P_0 (vgl. Tab. 37). 10fache Vergr. Versuch 11.

des Wurzelsystems, bildete aber trotzdem in der Regel keine Mykorrhiza (z. B. in Serie N_5P_2). Überhaupt schien der Pilz in allen Versuchsserien ausgezeichnet wachsen zu können, auch in denen, wo sich gar keine Mykorrhiza bildete; für das Wachstum des Pilzes scheint der Zuckervorrat im Substrat entscheidend zu sein. Beim höchsten Zuckerzusatz hatte somit der Pilz den Sand in der Regel vollkommen durchwachsen und ihn zu einer festen, zusammenhängenden Masse verwandelt.

Wie bereits erwähnt, wirkte ein erhöhter Stickstoffzusatz hindernd auf die Mykorrhizabildung, und auch das allgemeine Bild des Wurzelsystems wurde von der Stickstoffkonzentration stark beeinflusst. In

[1] Dass die Mykorrhizafrequenz niemals hohe Werte erreichte (s. Tab. 38), dürfte mit gewissen Faktoren zusammenhängen, die bei den unnatürlichen Verhältnissen in den Kolben nicht optimal gehalten werden konnten. Nähere Untersuchungen über diesen Punkt sind nicht vorgenommen worden.

Serie N_3 waren die Wurzeln durchwegs von einem helleren Gelbbraun sowie oft reich mit Wurzelhaaren versehen (Fig. 59). — Wurde der Stickstoffzusatz weiterhin erhöht (Serie N_5), so verkürzte und verdickte sich das Wurzelsystem oft stark; es zeigte dann nur eine geringe Anzahl dicke, keulenförmig angeschwollene, unverzweigte Seitenwurzeln

Fig. 60. Das ganze Wurzelsystem einer einjährigen Kiefer, aufgezogen in Sand unter aseptischen Verhältnissen. Serie N_3P_2 (vgl. Tab. 37). Das Wurzelsystem ist stark verkürzt und verdickt; kolbenförmig angeschwollene Spitzen. Trotz Impfung mit *Rhizopogon roseolus* hat sich keine Mykorrhiza gebildet. 10fache Vergr. Versuch 11.

mit Wurzelhaaren in den basalen Teilen (Fig. 60; vgl. Björkman 1940, Fig. 1 und 22).

Die Stickstoff- und Phosphoraufnahme der Pflanzen erwies sich im allgemeinen proportional zu den zugeführten Mengen dieser Stoffe, wie sich aus Tab. 39 ergibt. Die Stickstoffaufnahme ist prozentual kaum von den verschiedenen Phosphorzusätzen beeinflusst worden, und der Phosphorgehalt wurde von den wechselnden Stickstoffkonzentrationen gar nicht verändert. Tab. 39 zeigt, dass auch der Kalium- und der Kalziumgehalt von den Variationen in den Stickstoff- und Phosphorzusätzen nicht berührt worden war.

Tabelle 39.

Stickstoff, Phosphor, Kalium und Kalzium (in % des Trockengewichts) in einjährigen Kiefern, aufgezogen in Nährlösung mit variierenden Glukose-, Phosphor- und Stickstoffkonzentrationen unter aseptischen Verhältnissen. Versuch 11.

	P_0				P_1				P_2				P_4			
	N_0	N_1	N_3	N_5	N_0	N_1	N_3	N_5	N_0	N_1	N_3	N_5	N_0	N_1	N_3	N_5
	Spross				0,5 g Glukose											
N	0,94	1,98	2,59	3,23	1,23	2,00	3,04	3,28	1,08	1,91	3,07	3,40	1,21	2,14	3,17	3,26
P	0,180	0,168	0,168	0,186	0,222	0,224	0,304	0,368	0,246	0,273	0,401	0,413	0,263	0,324	0,531	0,561
K	0,89	—	1,09	—	0,96	—	1,08	—	1,12	—	1,26	—	1,06	—	1,14	—
Ca	0,314	—	0,313	—	0,308	—	0,315	—	0,309	—	0,244	—	0,300	—	0,297	—
	Wurzel				0,5 g Glukose											
N	0,86	1,35	2,21	2,87	0,87	1,58	2,46	2,97	0,93	1,43	2,49	2,92	1,02	1,48	2,56	3,08
P	0,201	0,171	0,188	0,200	0,336	0,346	0,357	0,359	0,436	0,451	0,459	0,481	0,670	0,702	0,714	0,723
K	0,79	—	0,82	—	0,88	—	0,97	—	1,00	—	1,04	—	0,94	—	0,98	—
Ca	0,513	—	0,504	—	0,504	—	0,451	—	0,448	—	0,440	—	0,501	—	0,431	—
	Spross				5,0 g Glukose											
N	1,04	1,88	2,66	3,26	1,05	1,89	2,99	3,49	1,12	1,84	2,95	3,65	1,31	1,72	2,85	3,41
P	0,185	0,169	0,180	0,193	0,226	0,242	0,311	0,307	0,235	0,282	0,369	0,363	0,393	0,429	0,440	0,608
	Wurzel				5,0 g Glukose											
N	0,98	1,34	2,39	3,10	1,01	1,47	2,33	3,25	1,04	1,26	2,51	3,18	1,07	1,38	2,42	3,34
P	0,207	0,195	0,194	0,204	0,346	0,358	0,387	0,388	0,436	0,457	0,488	0,475	0,665	0,657	0,691	0,715

Somit hat sich gezeigt, dass eine mässige Stickstoffkonzentration (nicht zu hoch, aber auch nicht zu niedrig; Stickstoffgehalt im Spross etwa 2% des Trockengewichts) für die Mykorrhizakonstitution notwendig war, ferner, dass Phosphor bei einer solchen günstigen N-Konzentration in hohem Grade stimulierend auf die Mykorrhizabildung wirken konnte. Auch bei höherer Stickstoffkonzentration (ungefähr 3 % N in den oberirdischen Teilen) konnte indessen Phosphorzufuhr günstig wirken, wenn sich ausserdem Zucker reichlich im Substrat vorfand.

Besonders interessant ist, dass Mykorrhizabildung bei einem bedeu-

tend höheren Stickstoffgehalt vorkommen konnte (der bei den Versuchen im Spross durchschnittlich 3,49 % N ergab), wenn sich im Substrat viel Zucker vorfand. Der in den Kolben befindliche Zucker konnte somit denselben Einfluss auf die Mykorrhizabildung ausüben wie starke Belichtung in natürlichem Substrat (vgl. Versuch 2). Um die Bedeutung des Lichtes für die Mykorrhizabildung bei wechselnden Stickstoffkonzentrationen im Substrat näher zu erforschen, wurde folgender Versuch angestellt.

Versuch 12. Die Mykorrhizabildung bei verschiedenen Lichtstärken sowie variierenden Stickstoff- und Glukosekonzentrationen im Substrat. (1939)

Versuchsanordnung. Die zugesetzten Nährlösungen waren die gleichen, die in den Serien N_0P_1, N_1P_1, N_3P_1 und N_5P_1 in Versuch 11 angewendet wurden (s. Tab. 37). Glukose wurde auch in denselben Konzentrationen zugeführt wie in diesem Versuch (je 0,5 und 5 g per Liter). Der eingeimpfte Pilz war *Rhizopogon roseolus*. Die Versuchspflanzen erhielten teils 39, teils 14 oder 10 % Licht. 480 Kolben wurden angewendet.

Versuchsergebnisse. Fig. 61 zeigt, dass bei den niedrigsten Lichtstärken (10 und 14 %, vgl. Fig. 22) die Pflanzenentwicklung in allen Versuchsserien sehr gleichartig war. In diesem Falle war der unzureichende Lichtzutritt der wachstumsbegrenzende Faktor. Die Zunahme des Trockengewichts bei Erhöhung der Lichtstärke bis hinauf zu 39 % Beleuchtung war, wie Fig. 61 zeigt, am stärksten in den Kolben, denen die höchste Stickstoffmenge zugeführt wurde. Die Kurven für die Wachstumssteigeruug bei erhöhter Beleuchtung stimmten somit im Prinzip mit den entsprechenden Wachstumskurven in Versuch 2 überein (vgl. Fig. 22). Wie in diesem Versuch konnte eine grössere Konzentration löslichen Stickstoffs erst bei ausreichender Beleuchtung ausgenützt werden (vgl. Tab. 40).

Mykorrhiza bildete sich überhaupt nicht bei 10 % Licht, kam dagegen in gewissen Fällen bei 14 % Beleuchtung vor. Ebenso wie bei 39 % Licht (s. Versuch 11) war die Mykorrhizafrequenz bei dieser Lichtstärke am höchsten bei einer mässigen Stickstoffkonzentration im Substrat (Serie N_1) und am niedrigsten bei einer hohen Zufuhr (Serie N_5), oder wenn nur äusserst wenig Stickstoff zugeführt worden war (Serie N_0). Gemäss Fig. 61 kam Mykorrhiza bei hohem Stickstoffzusatz (Serie N_5), aber bei niedriger Zuckerkonzentration nur bei der höchsten Bestrahlungsstärke (39 %) vor, bei einer hohen Zuckerkonzentration dagegen auch bei 14 % Licht. Hieraus ergibt sich, dass eine für die Mykorrhizabildung in gewissen Fällen unzureichende Lichtmenge bis zu einem bestimmten Grade kompensiert werden konnte durch eine höhere Zucker-

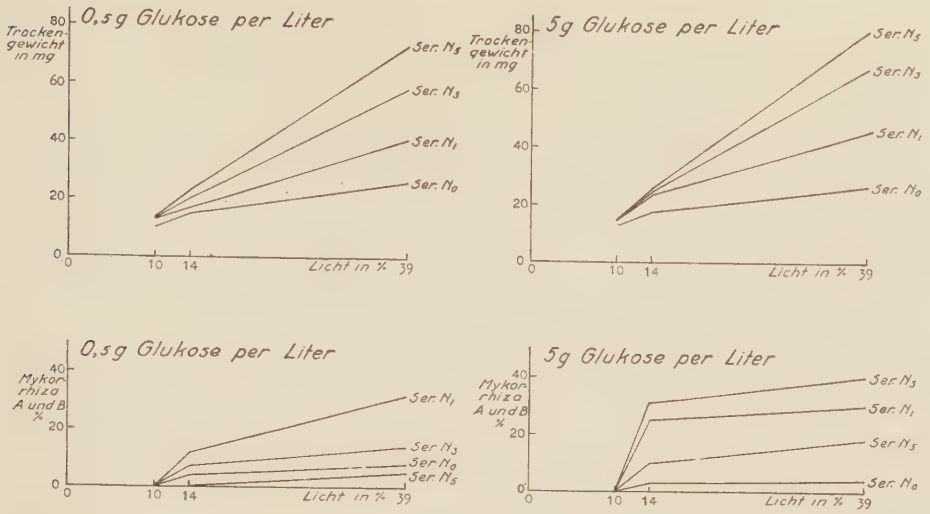


Fig. 61. Wachstum und Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern, aufgezogen in Sand unter aseptischen Verhältnissen bei variierenden Stickstoffmengen, zwei Glukosekonzentrationen und drei verschiedenen Lichtstärken. Versuch 12.

Tabelle 40.

Stickstoff und Phosphor (in % des Trockengewichts) in einjährigen Kiefern, aufgezogen in Nährlösung mit variierenden Glukose- und Stickstoffkonzentrationen bei verschiedenen Lichtstärken unter aseptischen Verhältnissen. Versuch 12.

		Spross								Wurzel							
		0,5 g Glukose				5,0 g Glukose				0,5 g Glukose				5,0 g Glukose			
		N_0	N_1	N_3	N_5	N_0	N_1	N_3	N_5	N_0	N_1	N_3	N_5	N_0	N_1	N_3	N_5
N																	
10	%	1,60	2,46	3,40	3,81	1,53	1,97	3,17	3,90	0,87	1,58	2,46	2,97	1,01	1,47	2,03	2,25
14	%	1,17	2,16	3,29	3,46	1,14	1,67	3,10	3,64	1,07	1,89	2,77	3,12	1,08	1,62	2,89	3,57
39	%	1,13	2,00	3,01	2,28	1,05	1,89	2,99	3,49	1,44	2,18	3,28	3,60	1,16	1,89	2,88	3,15
P																	
10	%	0,302	0,288	0,336	0.373	0,265	0,293	0,338	0,351	—	—	—	—	—	—	—	—
14	%	0,301	0,290	0,341	0,367	0,278	0,287	0,327	0,350	0,336	0,346	0,357	0,359	0,346	0,358	0,387	0,388
39	%	0,222	0 224	0,304	0,368	0,226	0,242	0,311	0,307	0,341	0,359	0,364	0,380	0,404	0,427	0,435	0,446

konzentration im Substrat. Wenn der Stickstoffvorrat sehr gering war (Serie N_0), dann konnten weder eine erhöhte Lichtmenge noch ein gesteigerter Zuckerzusatz die in diesem Falle besonders niedrige Mykorrhizafrequenz erhöhen.

Hinsichtlich der Mykorrhizabildung kann im übrigen bemerkt werden, dass in den Versuchsserien mit Beschattung der eingeimpfte Pilz oft eine starke Entwicklung erfuhr, den Sand völlig durchwuchs und ein kräftiges Luftmyzel bildete, auch in solchen Fällen, in denen keine Mykorrhizabildung zustande kam. Besonders war dies jedoch der Fall in den Kolben mit den höheren Zuckerzusätzen, wenn reichliche Mykorrhizabildung vorlag. Der Versuch hat somit weiterhin bestätigt, dass die Mykorrhizabildung in hohem Grade von der den Pflanzen zugeführten Lichtmenge abhängig ist, ferner, dass bei hoher Konzentration von löslichem Stickstoff im Substrat zur Entstehung von Mykorrhiza eine grössere Lichtstärke erforderlich ist als bei niedrigerer Stickstoffkonzentration.

4. Der Einfluss von Kalium und Kalzium.

Versuch 13. Die Mykorrhizaentwicklung bei verschiedenen Konzentrationen von Kalium und Kalzium im Substrat. (1939)

Versuchsanordnung. Die Versuchskolben wurden bei voller Beleuchtung (39 %) im MÖLLER-Gewächshaus aufgestellt. In allen Versuchsserien wurden folgende Stoffe in konstanten Mengen verwendet:

$(NH_4)_2HPO_4$	245,7	mg per Liter Nährlösung
$(NH_4)_2SO_4$	4,2	» » » »
$MgSO_4 + 7\ H_2O$	150	» » » »
Glukose	500	» » » »

Ferricitrat 1,2 ccm 1 %iger Lösung per Liter

Die sonstige Zusammensetzung der verwendeten Nährlösungen ergibt sich aus Tab. 41. Die Nährlösung $K_{10}Ca_{10}$ ist identisch mit der Nährlösung N_1P_1 aus Versuch 11. K wurde im Verhältnis 1:10:100 und Ca im Verhältnis 1:10:100:1 000 variiert. Durch Vorversuche wurde die Notwendigkeit konstatiert, K und Ca in besonders weiten Grenzen zu variieren, damit die Unterschiede in der Entwicklung der Pflänzchen und ihrer Mykorrhiza bei konstantem Stickstoff- und Phosphorgehalt im Substrat hervortreten können.

Der eingeimpfte Pilz war in sämtlichen Versuchsserien *Rhizopogon roseolus*. Der Versuch umfasste 480 Kolben.

Versuchsergebnisse. Wie aus Tab. 42 hervorgeht, nahm das Trockengewicht der Pflanzen bei starker K-Zufuhr etwas zu; bei dem höchsten K-Zusatz ging dagegen das Trockengewicht der Wurzel sehr kräftig zurück. Eine kleine bis mässige Ca-Konzentration beeinflusste die Pflanzen-

Tabelle 41.

Nährlösungen. Versuch 13.

Versuchs-serie	mg/Liter Nährlösung				mg je Kolben		p_H	
	KCl	$CaCl_2$	KH_2PO_4	$NaH_2PO_4 + H_2O$	K	Ca	anfangs	am Ende
K_1Ca_1		5,0	49,8	462,5	0,57	0,72	6,4	5,8
K_1Ca_{10}		50,0	49,8	462,5	0,57	7,20	6,3	5,8
K_1Ca_{100}		500,0	49,8	462,5	0,57	72,07	6,3	5,7
K_1Ca_{1000}		5 000,0	49,8	462,5	0,57	720,72	6,3	5,7
$K_{10}Ca_1$		5,0	498,7	7,1	5,72	0,72	6,3	5,8
$K_{10}Ca_{10}$		50,0	498,7	7,1	5,72	7,20	6,3	5,8
$K_{10}Ca_{100}$		500,0	498,7	7,1	5,72	72,07	6,3	5,7
$K_{10}Ca_{1000}$		5 000,0	498,7	7,1	5,72	720,72	6,3	5,8
$K_{100}Ca_1$	2 454,5	5,0	505,8		57,20	0,72	6,2	5,7
$K_{100}Ca_{10}$	2 454,5	50,0	505,8		57,20	7,20	6,3	5,7
$K_{100}Ca_{100}$	2 454,5	500,0	505,8		57,20	72,07	6,3	5,7
$K_{100}Ca_{1000}$	2 454,5	5,000,0	505,8		57,20	720,72	6,3	5,8

entwicklung nicht, während ein höherer Zusatz (Serie Ca_{100}) die Entwicklung des Wurzelsystems stark reduzierte, und eine sehr grosse Zufuhr (Serie Ca_{1000}) offensichtlich toxisch auf die Entwicklung sowohl des Sprosses wie der Wurzel wirkte, besonders wenn gleichzeitig die K-Konzentration hoch war. Bei den höchsten Ca-Konzentrationen starben die Versuchspflanzen oft; die überlebenden wurden alle mehr oder weniger gelbgrün und verkümmerten. Die Wurzeln waren immer besonders kurz und an den Spitzen keulenförmig angeschwollen; Wurzelhaare fehlten stets. In der Serie $K_{100}Ca_{1000}$ waren die Wurzeln völlig unverzweigt.

Was die Mykorrhizabildung anbelangt, so wurde diese von kleinen oder mässigen K- und Ca-Zufuhren nicht beeinflusst (Serien K_1Ca_1 — K_1Ca_{100} sowie Serien $K_{10}Ca_1$ — $K_{10}Ca_{100}$), während dagegen bei stärkerem K-Zusatz (Serie K_{100}) die Mykorrhizabildung völlig unterdrückt war ausser in dem Fall, wo nur ganz unbedeutende Kalziummengen vorhanden waren (Serie $K_{100}Ca_1$). Bei der höchsten Kalziumkonzentration (Serie Ca_{1000}) war jegliche Mykorrhizabildung vollkommen unterdrückt, und auch der Pilz schien im Substrat nicht gewachsen zu sein. Dass Mykorrhizabildung in diesem Versuch ganz ausblieb, dürfte durch rein toxische Effekte auf sowohl Pflanze wie Pilz erklärt werden können.

Tab. 43 zeigt den Gehalt der Pflanzen an aufgenommenen Nährstoffen. Weder die Stickstoff- noch die Phosphoraufnahme scheint durch die Va-

Tabe

Wachstum und Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern, aufgezog
unter aseptischen Ve

	K_1								K_{10}	
	Ca_1		Ca_{10}		Ca_{100}		Ca_{1000}		Ca_1	
	Rhiz. ros.	Unge-impft	*Rhiz. ros.*	Unge-impft	*Rhiz. ros.*	Unge-impft	*Rhiz. ros.*	Unge-impft	*Rhiz. ros.*	Ung imp
Anzahl untersuchter Pflanzen	20	20	20	19	18	19	16	17	20	20
Trockengewicht des Sprosses in mg	24,2 ±1,2	25,2 ±1,1	25,2 ±1,6	25,5 ±1,2	20,0 ±1,0	21,2 ±1,2	16,9 ±0,8	16,7 ±0,7	30,4 ±2,1	32,4 ±1
Trockengewicht der Wurzel in mg	12,4 ±0,8	13,0 ±0,9	12,0 ±0,7	12,2 ±0,8	6,3 ±0,5	6,8 ±0,7	2,1 ±0,2	2,0 ±0,3	14,2 ±0,7	15,6 ±0
Verhältnis Spross/Wurzel	2,0	1,9	2,1	2,1	3,2	3,1	8,0	8,3	2,1	2,
Durchschnittslänge des Stengels in mm	43	43	44	45	44	44	32	33	40	41
Durchschnittslänge der Langwurzeln in mm	161	180	170	178	126	137	22	23	180	209
Anzahl Kurzwurzeln je Pflanze	39	52	28	44	27	36	3	4	35	48
Anzahl Nadeln je Pflanze	22	23	24	24	20	21	14	13	21	22
Durchschnittliche Nadellänge in mm	16	17	17	17	20	21	15	15	16	16
A- und *B*-Myk. in % der Kurzwurzeln	30 ±3,1	—	34 ±3,4	—	33 ±2,8	—	0	—	31 ±3,0	—

Tabelle 43.

Stickstoff, Phosphor, Kalium und Kalzium (in % des Trockengewichts) in Kiefern, aufgezogen in Nährlösung mit variierenden Kalium- und Kalziumkonzentrationen unter aseptischen Verhältnissen. Versuch 13.

	K_1				K_{10}				K_{100}			
	Ca_1	Ca_{10}	Ca_{100}	Ca_{1000}	Ca_1	Ca_{10}	Ca_{100}	Ca_{1000}	Ca_1	Ca_{10}	Ca_{100}	Ca_{1000}
	Spross											
N	1,88	1,99	2,04	—	2,06	2,11	2,08	—	2,14	2,25	2,34	—
P	0,307	0,312	0,318	—	0,321	0,312	0,307	—	0,306	0,311	0,317	—
K	1,12	1,23	1,05	0,86	1,10	1,26	1,01	0,90	2,55	2,62	2,51	1,06
Ca	0,268	0,288	0,468	0,914	0,292	0,323	0,456	0,920	0,320	0,366	0,554	1,210
	Wurzel											
N	1,56	1,70	1,81	—	1,62	1,74	1,74	—	1,71	1,90	—	—
P	0,437	0,445	0,415	—	0,413	0,451	0,430	—	0,428	0,418	—	—
K	0,91	0,94	0,71	0,58	0,96	0,94	0,85	0,62	1,49	1,51	1,08	0,61
Ca	0,539	0,553	0,591	1,440	0,509	0,524	0,581	1,451	0,448	0,457	0,506	1,640

Nährlösung mit variierenden Kalium- und Kalziumkonzentrationen
ltnissen. Versuch 13.

K_{10}						K_{100}							
Ca_{10}		Ca_{100}		Ca_{1000}		Ca_1		Ca_{10}		Ca_{100}		Ca_{1000}	
Rhiz. ros.	Ungeimpft	*Rhiz. ros.*	Ungeimpft	*Rhiz. ros.*	Ungeimpft	*Rhiz. ros.*	Ungeimpft	*Rhiz. ros.*	Ungeimpft	*Rhiz. ros.*	Ungeimpft	*Rhiz. ros.*	Ungeimpft
20	19	19	20	17	18	19	19	18	19	16	17	15	15
,1 ±1,4	30,4 ±1,6	32,4 ±1,4	34,3 ±1,5	17,6 ±1,6	17,4 ±1,8	38,2 ±2,1	39,4 ±1,9	39,4 ±2,2	40,4 ±2,4	31,4 ±1,2	34,0 ±1,5	9,4 ±1,2	9,1 ±1,4
,0 ±0,5	13,4 ±0,7	8,1 ±0,6	9,0 ±0,7	2,4 ±0,2	2,5 ±0,3	8 4 ±0,3	8,5 ±0,4	7,8 ±0,3	8,4 ±0,3	6,5 ±0,2	6,6 ±0,2	1,4 ±0,1	1,3 ±0,2
2,4	2.3	4,0	3.8	7,3	7.0	4,5	4,6	5,0	4,8	4,8	5,2	6,7	7,0
42	42	43	44	40	40	41	42	43	43	43	43	38	38
72	206	150	172	22	24	82	90	78	71	52	62	19	19
42	57	29	40	7	6	18	22	20	20	11	13	0	0
21	22	23	23	14	14	26	26	27	28	18	19	12	12
16	17	18	18	15	15	19	20	20	20	16	17	11	11
±3,5	—	34 ±2,9	—	0	—	12 ±1,4	—	0	—	0	—	0	—

riationen in den K- und Ca-Konzentrationen beeinflusst worden zu sein. Der von Lundegårdh (1932) und anderen nachgewiesene Antagonismus zwischen K und Ca tritt deutlich in Erscheinung, indem nämlich einem hohen Ca-Gehalt in den Pflanzen ein niedriger K-Gehalt entspricht und umgekehrt.

Zusammenfassend kann somit festgestellt werden, dass Kalium und Kalzium die Mykorrhizabildung bei den gezüchteten Kiefernpflänzchen nur bei sehr hohen Konzentrationen beeinflusste. In diesen Fällen wurde die Mykorrhizabildung völlig unterdrückt, während die Pflanzen sich gleichzeitig in hohem Grade pathologisch veränderten und verkrüppelten.

5. Der Einfluss von Wuchsstoffen.

Versuch 14. Einwirkung von Aneurin, Biotin und Heteroauxin auf die Mykorrhizabildung. (1939)

Aus den Untersuchungen Melins und seiner Mitarbeiter (1939, 1940, 1941, 1942) hat sich ergeben, dass die Mykorrhizapilze der Bäume im allgemeinen Aneurin-(Vitamin B_1)-heterotroph sind. Es schien daher von

Interesse zu untersuchen, ob ein Zusatz von Aneurin unter aseptischen Verhältnissen irgendwelche Bedeutung für die Mykorrhizabildung hat. Gleichzeitig wurden auch einige orientierende Versuche mit zwei anderen Phytohormonen (vgl. Went 1939) ausgeführt, nämlich Biotin, das für alle Pflanzen notwendig zu sein scheint, sowie Heteroauxin (β-Indolyl-Essigsäure), das nachweislich direkt oder indirekt das Wurzelwachstum fördern kann (s. z. B. Thimann & Lane 1938).[1]

1. *Versuche mit Aneurin.*

a. Für den Versuch wurden 160 Kolben mit der Nährlösung N_1P_1 (Tab. 37) verwendet. Es wurden 4 verschiedene Aneurinkonzentrationen benutzt (0,1, 1, 10 und 100 γ je Kolben). In die Hälfte der Kolben wurde *Rhizopogon roseolus* eingeimpft.

Tab. 44 zeigt, dass das Trockengewicht sowohl des Sprosses wie der Wurzel bei Aneurinzusatz etwas zunahm (vgl. Bonner & Bonner 1940), dass aber dagegen die Mykorrhizabildung sich im allgemeinen konstant verhielt. Wenn es der Bedarf des Pilzes an Aneurin wäre, der in erster Linie die Mykorrhizabildung verursachte, dann würde theoretisch ein Aneurinüberschuss die Mykorrhizafrequenz herabsetzen. Da dies, wie Tab. 44 zeigt, auch nicht bei Zusatz von 100 γ je Kolben eintrat, scheint die Annahme berechtigt, dass die Mykorrhizabildung unter den vorliegenden Milieuverhältnissen nicht wesentlich durch eine Aneurinzufuhr aus dem höheren Symbionten bedingt wird (vgl. Fig. 62 sowie Melin & Norkrans 1942, S. 284). Bei einem Versuch mit *Boletus variegatus* als eingeimpftem Pilz wurde dasselbe Ergebnis erhalten.

b. Um zu untersuchen, inwieweit ein Überschusszusatz von Aneurin die Mykorrhizabildung bei niedrigen Lichtstärken, wo die Aneurinproduktion der Pflanzen vermutlich geringer ist, zu beeinflussen vermochte, wurde ein Parallelversuch zu Versuch 10 mit Zusatz von 10 γ Aneurin je Kolben angeordnet. Irgendein sicherer Unterschied zwischen der Mykorrhizabildung mit und ohne Aneurinzusatz konnte jedoch bei keiner der angewendeten Lichtstärken beobachtet werden, weshalb die gefundenen Werte nicht angeführt werden (vgl. Fig. 52).

2. *Versuch mit Biotin.*

Für den Versuch wurden 40 Kolben mit Nährlösung N_1P_1 (Tab. 37) und 0,2 γ Biotin je Kolben verwendet. Als Kontrolle wurde die Versuchsserie N_1P_1 in Versuch 11 benutzt. Die Hälfte der Kolben wurde mit *Rhizopogon roseolus* geimpft.

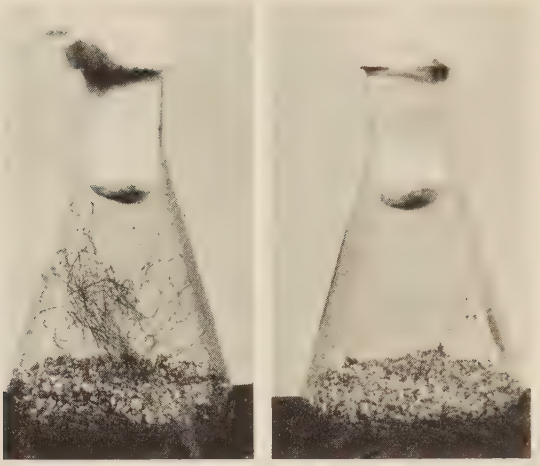
[1] Aneurin von Merck hergestellt; Biotin als Biotinmethylester aus Prof. Dr. F. Kögls Laboratorium in Utrecht erhalten; Heteroauxin von Hoffman-La Roche & Co. A. G. erzeugt.

Tabelle 44.

Wachstum und Mykorrhizaentwicklung einjähriger Kiefern, aufgezogen in Nährlösung mit Aneurin, Biotin und Heteroauxin unter aseptischen Verhältnissen. Versuch 14.

	Aneurin in γ je Kolben							
	0,1		1,0		10,0		100,0	
	Geimpft	Ungeimpft	Geimpft	Ungeimpft	Geimpft	Ungeimpft	Geimpft	Ungeimpft
Anzahl untersuchter Pflanzen . .	19	20	20	19	19	18	20	19
Trockengewicht des Sprosses in mg	29,4 ±2,0	29,3 ±2,4	36,4 ±2,0	37,2 ±1,8	36,8 ±2,1	37,2 ±2,4	38,2 ±2,2	40,1 ±2,4
Trockengewicht der Wurzel in mg	12,3 ±1,2	12,1 ±1,5	14,2 ±1,3	14.6 ±1,2	15,1 ±1,4	15,4 ±1,5	16,7 ±1,1	17,2 ±1,5
Verhältnis Spross/Wurzel	2,4	2,4	2,6	2,5	2,4	2,4	2,3	2,3
Durchschnittslänge des Stengels in mm	42	42	42	43	42	42	43	43
Durchschnittslänge der Langwurzeln in mm	178	186	194	213	206	231	214	237
Anzahl Kurzwurzeln je Pflanze .	41	60	47	64	51	71	47	65
Anzahl Nadeln je Pflanze	22	23	24	23	24	24	24	24
Durchschnittliche Nadellänge in mm	16	16	16	17	17	17	18	18
A- und *B*-Myk. in % der Kurzwurzeln	34 ±2,3	—	36 ±2,5	—	38 ±2,6	—	35 ±2,4	—

	Biotin in γ je Kolben		Heteroauxin in γ je Kolben				Kontrolle = Ser. $N_1 P_1$, Versuch 11.	
	0,2		0,1		1,0			
	Geimpft	Ungeimpft	Geimpft	Ungeimpft	Geimpft	Ungeimpft	Geimpft	Ungeimpft
Anzahl untersuchter Pflanzen . .	18	20	9	10	10	10	20	19
Trockengewicht des Sprosses in mg	32,1 ±1,7	31,8 ±2,3	28,7 ±2,1	29,2 ±1,8	29,3 ±2,3	30.5 ±2,4	29,4 ±1,6	31,4 ±1,7
Trockengewicht der Wurzel in mg	13,4 ±1,2	13,4 ±1,0	12,0 ±1,1	13,1 ±1,3	12,8 ±1,8	13,3 ±1,5	12,0 ±1,1	14,4 ±1,0
Verhältnis Spross/Wurzel	2,4	2,4	2,4	2,2	2,3	2,3	2,4	2,2
Durchschnittslänge des Stengels in mm	43	42	42	42	41	42	42	42
Durchschnittslänge der Langwurzeln in mm	183	211	176	198	181	207	172	206
Anzahl Kurzwurzeln je Pflanze .	44	49	45	54	41	50	42	57
Anzahl Nadeln je Pflanze	24	24	23	22	22	24	21	22
Durchschnittliche Nadellänge in mm	18	17	16	17	17	17	16	17
A- und *B*-Myk. in % der Kurzwurzeln	29 ±2,5	—	38 ±2,5	—	32 ±2,2	—	32 ±2,4	—



a *b*

Fig. 62. *Phycomyces Blakesleeanus* (10 Tage alte Kultur), als Sporensuspension in 300-ccm-Kolben (Nährlösung nach MELIN 1936, S. 1082) zentral eingeimpft. Im Kolben *a* ist während der Vegetationsperiode eine einjährige Kiefer gewachsen; im Kolben *b* dagegen keine Pflanze. Das kräftige Wachstum im Kolben *a* beruht mit grösster Wahrscheinlichkeit auf der Anwesenheit von Aneurin (vgl. z. B. FRIES 1938; SCHOPFER 1939), das aus den Wurzeln abgesondert wird. Versuch 14.

Wie sich aus Tab. 44 ergibt, konnte kein Unterschied zwischen den Pflanzen mit Biotinzufuhr und denen der Kontrollserie festgestellt werden. Die Mykorrhizabildung war in beiden Fällen ungefähr die gleiche.

3. *Versuch mit Heteroauxin.*

Für den Versuch wurden 40 Kolben mit Nährlösung N_1P_1 (Tab. 37) verwendet. Der einen Hälfte der Kolbenanzahl wurde 0,1 γ je Kolben zugeführt, der anderen 1 γ. Von jeder Versuchsserie wurde die eine Hälfte mit *Rhizopogon roseolus* geimpft, während die andere ungeimpft verblieb. Als Kontrolle wurde die Versuchsserie N_1P_1 in Versuch 11 benutzt.

Gemäss Tab. 44 konnte kein wesentlicher Unterschied im Trockengewicht bei Heteroauxinzufuhr festgestellt werden, weder bei den Sprossen noch bei den Wurzeln, ebensowenig war die Mykorrhizabildung irgendwie beeinflusst worden.

Aus den Versuchen ergibt sich also, dass ein Aneurinzusatz besonders das Wachstum der Wurzeln bei Kiefer bis zu einem gewissen Grade fördern konnte, die Mykorrhizabildung dagegen nicht beeinflusste. Weiterhin zeigte sich, dass weder Biotin- noch Heteroauxinzusatz unter den

vorliegenden Bedingungen irgendwelchen Einfluss auf die Entwicklung der Kiefernpflänzchen oder deren Mykorrhizabildung hatte. Inwieweit andere Phytohormone die Mykorrhizabildung beeinflussen können, ist gegenwärtig unmöglich zu entscheiden (vgl. Lindquist 1939). Der Umstand, dass der in die Versuchskolben eingeimpfte Pilz, wie erwähnt, durchwegs vor allem längs den Wurzeln wuchs, auch dann, wenn sich keine Mykorrhiza bildete, kann möglicherweise darauf hindeuten, dass aus den Wurzeln abgesonderte Stoffe, die auf die Mykorrhizapilze fördernd wirken (vgl. Melin 1925), die eigentlichen Reizerreger für die Pilze sind, auch wenn sie nichts mit der Konstitution der ektotrophen Mykorrhiza zu tun haben (vgl. Jahn 1934).

III. Besprechung und Zusammenfassung der Ergebnisse.

Durch Naturstudien wurde nachgewiesen, dass die Mykorrhiza sogar auf ein und demselben Standort sehr verschieden ausgebildet sein kann, und durch Kulturversuche wurde festgestellt, dass die Ursache dieser Verschiedenheiten in mehreren gemeinsam wirkenden Faktoren zu suchen ist.

Die Feuchtigkeit des Bodens scheint nicht nur bei dem Wachstum der Bäume, sondern auch bei der Mykorrhizabildung eine grosse Rolle zu spielen. Auf Mooren ist die Mykorrhizabildung somit oft unbedeutend oder fehlt ganz, und dasselbe gilt von Sumpfwäldern. Im allgemeinen scheinen indessen die Feuchtigkeits- und Sauerstoffaktoren für die Mykorrhizabildung kein Hindernis zu bilden, weswegen keine genauere Untersuchung darüber angestellt wurde, in welchem Ausmasse diese Faktoren die Mykorrhizabildung beeinflussen.

Was den p_H-Faktor betrifft, so ergab sich, dass Mykorrhiza in der freien Natur sowohl auf sauren wie auf weniger sauren oder neutralen Böden vorkommt. Nach Melin (1925) ist im allgemeinen ein saures Milieu (p_H 4,5—5,0) für die Mykorrhizabildung am günstigsten, was die oft schlechte Entwicklung der Mykorrhiza auf Mullböden mit einem p_H von ungefähr 6 bis 7 zum Teil erklären könnte. Die kräftige Mykorrhizabildung, die bei den Naturstudien in Mull mitunter angetroffen wurde, zeigt aber, dass mykorrhizabildende Pilzarten auch hier gut gedeihen können. Auch bildete sich Mykorrhiza in den Versuchen (Nr. 8 und 9) noch bei p_H 7,2 oder gar 7,5—8,2 (nach Zusatz von NaOH oder Holzasche). Allerdings war diese Mykorrhiza im Vergleich mit der im ursprünglichen Boden oft sehr schwach entwickelt. In natürlichen Humusformen dürfte der p_H-Faktor für die Mykorrhiza nur wenig Bedeutung haben.

Die orientierenden Untersuchungen, die über die Einwirkung von Wuchsstoffen auf die Mykorrhizabildung durchgeführt wurden, ergaben keine positiven Ergebnisse (Versuch 14). Es dürfte nicht unwahrscheinlich sein, dass die Mykorrhizapilze unter natürlichen Verhältnissen direkt aus

der Humusdecke ihren Bedarf an Wuchsstoffen decken (vgl. Melin & Norkrans 1942, S. 284).

Als die Mykorrhizabildung entscheidend beeinflussende Faktoren wurden erkannt: die Stärke des einfallenden Lichtes und die Nahrungsverhältnisse im Substrat.

A. Der Einfluss verschiedener Lichtstärken auf die Mykorrhizabildung.

Der Einfluss des Lichtes auf die Mykorrhizabildung ist in früheren Jahren nur wenig untersucht worden (s. Hatch 1937). In einer Arbeit über die Mykorrhizabildung bei Kiefern- und Fichtenpflanzen, aufgezogen bei verschiedener Belichtung in Töpfen mit verschiedenen nahrungsreichen Erden, habe ich schon früher die Bedeutung der einfallenden Strahlung für die Mykorrhizabildung nachgewiesen (Björkman 1940). Mykorrhiza entwickelte sich nur spärlich bei schwachen Lichtstärken. Ihre Frequenz stieg mit gesteigerter Beleuchtung bis 23 % der Lichtstärke im Freien. Dasselbe Ergebnis wurde in der vorliegenden Untersuchung erhalten. Es wurde aber auch gefunden, dass ungenügendes Licht verschieden wirkt je nach der Beschaffenheit der Erde, wo die Bäumchen aufwachsen.

B. Der Einfluss verschiedener Nährstoffe auf die Mykorrhizabildung.

Nach der Theorie von Hatch (1937) bildet sich Mykorrhiza, wenn im Substrat Mangel an einem oder mehreren der Elemente N, P, K oder Ca herrscht, und dadurch auch im höheren Symbionten ein relatives Defizit an irgend einem dieser Stoffe entsteht. Um diese Theorie nachzuprüfen, wurde zunächst ein Versuch (Nr. 1) angeordnet, wobei einige schwedische Humusformen mit sehr verschiedenem Nährstoffgehalt mit oder ohne Zugabe von Nährsalzen zur Verwendung kamen. Es zeigte sich in der Tat, erstens, dass die Mykorrhizabildung abnahm oder ganz ausblieb nach Zusatz von Nährlösungen, die N, P, K und Ca enthielten (»Nährlösung B«), und zweitens, dass sich Mykorrhiza bildete, wenn in den Nährlösungen P oder N fehlte (oder beide zugleich). Eine Zufuhr von Nährlösung ohne K oder Ca brachte aber keine Erhöhung der Mykorrhizafrequenz mit sich, wie wohl nach Hatchs Theorie zu fordern gewesen wäre. In einer Versuchserde, dem Torf H, der an Mineralstoffen sehr arm war (s. Fig. 17), hatte ein kräftiger K- oder Ca-Zusatz eine

Wachstumssteigerung der Pflanzen zur Folge; jedoch änderte sich die Mykorrhizabildung nicht, sofern nicht p_H gleichzeitig in alkalischer Richtung verschoben wurde, z. B. durch Zusatz von $Ca(OH)_2$, wie es in Versuch 8 geschah. Auch wenn der Torf ohne Sandbeimischung verwendet wurde, ergab sich im grossen ganzen dasselbe Ergebnis. Bei Phosphorsäurezusatz wurde jedoch nicht nur das Pflanzenwachstum gefördert, sondern auch die Mykorrhizabildung wurde beeinflusst (Versuch 4).

Die weiteren Untersuchungen konzentrierten sich dann auf die Stickstoff- und Phosphorfaktoren. Es zeigte sich, dass diese nicht nur die Pflanzenentwicklung sondern auch die Mykorrhizabildung in verschiedenen schwedischen Humusformen sehr stark beeinflussten.

In verschieden variierten Versuchen wurde u. a. auch in den Versuchspflänzchen die sogenannte innere Konzentration an N, P, K und Ca bestimmt, die nach Hatch von entscheidender Bedeutung für die Mykorrhizabildung sein soll. Dabei wurde Hatchs Auffassung nicht bestätigt. Es zeigten sich u. a. dieselben inneren Gehalte an den genannten Stoffen bei verschieden stark beschatteten Pflanzen, deren Mykorrhizabildung sehr verschieden war. Der Lichtfaktor scheint nicht die relative Nahrungsaufnahme zu beeinflussen, wohl aber die Mykorrhizabildung. Ferner wurde auch konstatiert, dass in gewissen Fällen nach Zusatz verschiedener Nährlösungen die innere Konzentration dieselbe sein konnte, die Mykorrhizafrequenz aber verschieden (vgl. S. 77 und Fig. 20).

C. Der Einfluss von Licht, Stickstoff und Phosphor auf die Mykorrhizabildung.

a. Licht optimal — Stickstoff suboptimal — Phosphor suboptimal.

In keiner der verwendeten Humusformen waren löslicher Stickstoff und Phosphorsäure gleichzeitig begrenzende Faktoren für das Wachstum der Versuchspflänzchen. Bei Kolbenversuchen wurden dagegen in einer Serie (N_0P_0) sowohl N als auch P in unzureichender Menge geboten. Die Mykorrhizabildung blieb dann nahezu gänzlich aus (Versuch 11). Eine gewisse Menge löslichen Stickstoffs und Phosphors im Substrat scheint also für eine gute Mykorrhizabildung notwendig zu sein.

b. Licht optimal — Stickstoff suboptimal — Phosphor optimal.

Wenn bei gutem Lichtzutritt und genügend Phosphorsäure im Substrat der Gehalt an assimilierbarem Stickstoff sehr gering war, bildete sich

Mykorrhiza nur mit Schwierigkeit (Versuch 11). In einigen Versuchserden wurde der Gehalt an leichtzugänglichem Stickstoff herabgesetzt durch Beimischung von Sägespänen und Glukose. Es zeigte sich eine Abnahme der Mykorrhizafrequenz (Versuch 3). Das Ergebnis bestätigt frühere Erfahrungen von Melin (1927), Hatch (1937) und anderen, nach denen eine gewisse Menge löslichen Stickstoffs für die Bildung der Mykorrhiza notwendig sei. — Wohl mit Recht ist ein allzu geringer Gehalt des Bodens an löslichem Stickstoff als Ursache der oft sehr schwachen Mykorrhizabildung in nordschwedischen, moosreichen Nadelwäldern und flechtenreichen Kiefernwäldern angenommen worden (s. Fig. 17, vgl. Hesselman 1926). Auch ist es wahrscheinlich, dass das reiche Auftreten der typischen ektendotrophen Mykorrhiza in flechtenreichen Kiefernwäldern und gewissen anderen Waldgesellschaften auf Rohhumusböden mit dem spärlichen Vorkommen leichtzugänglichen Stickstoffs im Boden zusammenhängt. Nach Zusatz von NH_4NO_3 nahm die Frequenz der ektendotrophen Mykorrhiza auffallend stark ab.[1]

Bei einer etwas stärkeren Stickstoffmobilisierung, wie sie beispielsweise nach Mischung von Rohhumusproben mit Sand eintrat (s. Fig. 18), war die Mykorrhiza dagegen besonders stark (Versuch 4). In den an löslichem Stickstoff ärmsten Versuchserden wurde die Mykorrhizabildung etwas gefördert durch Zusatz kleiner Mengen von NH_4NO_3 (vgl. Björkman 1940). — Aus einem Versuch im Walde (Hesselman 1937) ist auch hervorgegangen, dass ein geringer Zusatz von NH_4NO_3 eine gewisse Steigerung der Mykorrhizabildung hervorrufen kann (Björkman 1937). In Rohhumusformen mit ziemlich hohem Gehalt an NH_3-Stickstoff, wie in mittelschwedischen Waldgesellschaften vom reinen *Hylocomium*-Typ, zeigte sich die Mykorrhiza in der Regel ausserordentlich gut entwickelt. Sehr kräftige Mykorrhizabildung wurde auch gefunden innerhalb wurzelisolierter Partien in einem flechtenreichen Kiefernwald (S. 25). Die Erklärung liegt wahrscheinlich in dem erhöhten Gehalt des Bodens an

[1] Wenn die Pflanzen aus einem anderen Grunde als Stickstoffmangel geschwächt waren, wie z. B. durch Mangel an Phosphorsäure im Boden, wie im Torf aus den Hällmyren-Mooren (s. Fig. 17, H), war keine ektendotrophe Mykorrhiza anzutreffen. Ein Zusatz von $CaCO_3$ zum Torf rief jedoch reichliches Auftreten ektendotropher Mykorrhizen hervor. Solche sind dem Verf. früher in einem »Ca-reichen Mull« aufgefallen (s. Björkman 1940). Auf welche Weise Ca die Pilze veranlasst, auch in die Wurzelzellen hineinzuwachsen, war nicht festzustellen; der p_H-Faktor dürfte nicht entscheidend sein (vgl. Versuch 8). Es liesse sich denken, dass eine verringerte Aufnahme von K in die Pflanze, als Folge eines allzu reichlichen Ca-Zusatzes, ungünstig auf die normalen Funktionen des Protoplasmas einwirke (vgl. z. B. Hibbard & Grigsby 1934; Pirson 1938), sodass die Widerstandskraft gegen den Pilzangriff herabgesetzt wird.

mobilisierbarem Stickstoff als Folge der Isolierungsmassnahmen (vgl. Hesselman 1917 *a* und *b*; Romell 1934).

Bei Zusatz von Phosphorsäure zu einer Erde, wo leichtzugänglicher Stickstoff in ungenügender Menge vorkam, wie z. B. in den Erden K, V und D (Versuch 4, 6 und 7), wurde die Mykorrhizabildung kräftig gefördert.

c. Licht optimal — Stickstoff optimal — Phosphor suboptimal.

Bei günstigem Gehalt des Substrats an assimilierbarem Stickstoff und Glukose entwickelte sich bei Kolbenversuchen (Versuch 11) die Mykorrhiza nur spärlich, sobald Phosphor in den Nährlösungen fast gänzlich fehlte (s. Fig. 55).

Im Torf vom Norra Hällmyren-Moor (H) war besonders der Mangel an Phosphorsäure augenfällig (s. Fig. 17) und wahrscheinlich eine wichtige Ursache des schlechten Baumwuchses und der geringen Mykorrhizabildung. — Es kann sein, dass die kräftige Entwicklung der Mykorrhiza, die oft auf Grabenwällen von Torf, aufgeworfen aus tieferen Schichten (s. S. 54), zu sehen ist, zum Teil auf einer wahrscheinlichen Erhöhung des Phosphatgehalts im Substrat infolge des regeren Umsatzes im Boden beruht. In Topfversuchen mit Torf H stieg die Phosphatkonzentration nach Beimengung von Sand (s. Fig. 17—18, Versuch 4), wenn auch bei weitem nicht genug, um eine optimale Pflanzenentwicklung zu ermöglichen; die Mykorrhizabildung wurde aber kräftig begünstigt.

Wenn zum Torf H reichlich NH_4NO_3 hinzugegeben wurde, ging die Mykorrhizafrequenz nur wenig zurück (Fig. 31). — Die Mykorrhizabildung kann also unter Umständen reichlich sein (etwa 70 %), auch wo der totale Nitratgehalt im Substrat (184 mg per Liter Erde, s. Fig. 32) bei weitem die höchsten Nitratgehalte übertrifft, die, soweit bekannt, in frischen Proben natürlicher Walderde festgestellt worden sind, wenigstens in nordischen Wäldern (höchstens etwa 30 mg Nitratstickstoff per Liter Erde, s. Weis & Bondorff 1920; vgl. Lindquist 1932 und Björkman 1940, S. 57).

d. Licht optimal — Stickstoff optimal — Phosphor optimal.

In Humusformen, die sowohl an löslichem Stickstoff wie auch an Phosphorsäure reich waren (z. B. die M-Erde, Fig. 17), war die Mykorrhiza in der Regel ziemlich schwach ausgebildet. Dasselbe war auch der Fall, wenn einer phosphorreichen Erde mit unbedeutender Stickstoffmobilisierung (z. B. den Erden K, V und D, s. Fig. 17) NH_4NO_3 im

Überschuss zugeführt wurde, oder wenn eine phosphorarme Erde mit lebhafter Ammoniak- und Nitratbildung (H) H_3PO_4 im Überschuss erhielt (Versuch 4). Bei gleichzeitigen hohen Zusätzen von NH_4NO_3 wurde die Mykorrhizabildung in allen Versuchen (Nr. 1, 4 und 11) reduziert. Am kräftigsten war der Rückgang im Torf (H) mit hohem Gehalt an löslichem Stickstoff (Versuch 4, Fig. 31).[1]

Diese Versuchsergebnisse legen eine Erklärung nahe für die oft schlechte Ausbildung der Mykorrhiza in den Mullböden Schwedens, wo nicht nur assimilierbarer Stickstoff sondern auch Phosphorsäure für gewöhnlich verhältnismässig reichlich sein dürften. Die sogar innerhalb kleinerer Flecken auf solchen Böden nachgewiesenen Variationen in der Entwicklung der Mykorrhiza könnten durch die Variationen im Gehalt an assimilierbarem Stickstoff und Phosphorsäure (vgl. ARRHENIUS 1934) verursacht sein. — Auf dieselbe Weise dürfte sich auch die oft schwache Mykorrhizabildung bei rasch heranwachsenden Pflänzchen auf Kahlschlägen in z. B. flechtenreichen Kiefernwäldern mit ziemlich hohem Phosphorgehalt im Boden erklären lassen. Wie HESSELMAN (1917 *c*) gezeigt hat, erreicht auf solchen Kahlschlägen die Stickstoffmobilisierung im Boden sehr hohe Werte, und die Pflanzen auf dem Schlage enthalten oft Nitrat.

e. Licht suboptimal — Stickstoff suboptimal — Phosphor optimal.

Bei 23 % Licht bildete sich in den Versuchserden, die an assimilierbarem Stickstoff verhältnismässig arm waren (K, O, V, D), Mykorrhiza im grossen ganzen in derselben Frequenz wie bei 49 % (Versuch 2, 6 und 7). Bei schwächerem Licht nahm die Mykorrhizabildung ziemlich stark ab, kam aber selbst bei einer so niedrigen Lichtstärke wie 12 % vor.

Ein Zusatz von H_3PO_4 regte die Mykorrhizabildung ziemlich kräftig an, was insbesondere im Rohhumus K bei der niedrigen Lichtstärke 12 % hervortrat. Hier stieg die Mykorrhizafrequenz von 14 % nach Zusatz lediglich von destilliertem Wasser auf 36 % bei der Phosphorkonzentration P_1 und auf 41 % bei der Konzentration P_2 (s. Fig. 43; vgl. Rohhumus D, Fig. 40).

[1] Bei einem Versuch wurde Holzasche (die ausser an Basen auch ziemlich reich an Phosphorsäure ist; s. z. B. MALMSTRÖM 1935, S. 575) gegeben, teils zu den Erden K und V mit keiner oder unbedeutender Stickstoffmobilisierung, teils zur H-Erde (Torf) mit lebhafter Ammoniak- und Nitratbildung. Die Mykorrhizafrequenz nahm mit gesteigerten Aschenzusätzen viel schneller ab im Torf H als in den beiden anderen Erden (Versuch 9, Fig. 50). Was die Mykorrhizafrequenz herabdrückte, war kaum der K- oder Ca-Gehalt der Asche; denn in Versuch 8 wurde die Mykorrhizabildung nicht oder kaum beeinflusst durch ziemlich grosse Mengen KCl und $CaCl_2$.

f. Licht suboptimal — Stickstoff optimal — Phosphor suboptimal.

Im Torf vom Norra Hällmyren-Moor (der H-Erde) mit starkem Mangel an Phosphorsäure, jedoch hohem Gehalt an löslichem Stickstoff (s. Fig. 17) nahm die Mykorrhizafrequenz rasch ab bei Beschattung bis herab auf 23 % Licht. Bei 12 % Beleuchtung war die Mykorrhizabildung bei Fichte wie bei Kiefer gänzlich unterdrückt (Versuch 2 und 7, s. Fig. 25, 26 und 44).

Bei Zusatz von reichlich NH_4NO_3 nahm die Mykorrhizafrequenz sowohl bei 23 % wie auch bei 49 % Licht ab, wenn auch nicht so kräftig wie in den phosphorreicheren Erden, Rohhumus D und Rohhumus K (vgl. einerseits Fig. 41 und anderseits Fig. 39 und 42).

g. Licht suboptimal — Stickstoff optimal — Phosphor optimal.

Bei 23 % Licht war die Mykorrhizabildung in Humusformen mit lebhafter Stickstoffmobilisierung und hohem Phosphorgehalt (die T- und M-Erden; s. Fig. 17) bedeutend niedriger als bei 49 % Beleuchtung, und bei 17 % Licht war die Mykorrhizabildung für gewöhnlich fast ganz oder völlig unterdrückt (Versuch 2). Bei 12 % Licht entwickelte sich überhaupt keine Mykorrhiza (s. Fig. 25 und 26).

Eine Zufuhr von NH_4NO_3 zu den ziemlich phosphorreichen D- und K-Erden hatte bei 23 % und besonders bei 17 und 12 % Licht eine verhältnismässig weit kräftigere Reduktion der Mykorrhizabildung zur Folge als bei 49 % Licht (Versuch 6 und 7; s. Fig. 39 und 42). Versuch 2 und Versuch 6 zeigen ferner, dass, je höher die Konzentration an assimilierbarem Stickstoff im Substrat ist, umso höher ist die für gute Mykorrhizabildung erforderliche Lichtstärke. Diese Schlussfolgerung bestätigte sich auch bei Versuchen unter aseptischen Verhältnissen (Versuch 12; s. Fig. 61). — Sie bringt eine Erklärung für die oft bemerkenswert schwache Ausbildung der Mykorrhiza bei beschatteten Bäumen und Pflanzen auf Mullböden mit lebhafter Nitrifikation und hohem Phosphorgehalt.

Eine Zufuhr von H_3PO_4 zum Torf H mit hohem Gehalt an löslichem Stickstoff verringerte die Mykorrhizabildung bei 23 % Licht (Versuch 7, Fig. 45) ebenso wie bei einer höheren Lichtstärke (49 %).

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich, dass sich die Mykorrhiza in den Versuchen am besten bei der höchsten Lichtstärke (49 %) entwickelte sowie wenn ein gewisser (aber nicht zu grosser) Mangel an assimilier-

barem Stickstoff oder Phosphorsäure im Substrat herrschte.[1] Kamen sowohl löslicher Stickstoff wie auch Phosphorsäure in für das Wachstum der Pflanzen optimalen Mengen vor, war die Mykorrhizabildung durchgehend schwach.

Schon 1885 äusserte Frank die Ansicht — von der er später jedoch wieder abging — dass die Mykorrhizapilze durch ihre Symbiose mit den Baumwurzeln Kohlenhydrate erhalten, um die im Boden eine sehr harte Konkurrenz herrscht, die aber, unter der Einwirkung des Lichtes, von der grünen Wirtspflanze im Überschuss gebildet werden können (vgl. Melin 1925; Romell 1939 *a* und *b*). Bei Versuch 2 wurde auch ein Zusammenhang gefunden zwischen der Kohlenhydratproduktion der Pflanzen und der Mykorrhizabildung. Es dürfte deswegen wahrscheinlich sein, dass der Einfluss des Lichtes, der Stickstoffnahrung und der Phosphornahrung auf die Ausbildung der Mykorrhiza indirekter Natur ist und dass diese Faktoren in erster Linie eine Einwirkung auf den Kohlenhydratumsatz in der Pflanze ausüben. Ein Studium dieser Einwirkung ist daher in diesem Zusammenhange von besonderem Interesse.

D. Der Einfluss von Licht, Stickstoff und Phosphor auf den Gehalt an löslichen Kohlenhydraten in einjährigen Kiefern.

Wie Kostytschew bereits 1922 nachgewiesen hat, setzt Mangel an Stickstoff die Photosynthese und damit die Kohlenhydratproduktion in der Pflanze herab. Aus zahlreichen Analysenangaben in der Literatur geht anderseits hervor, dass die Zuckerkonzentration in der Pflanze sich stark vermindert bei steigendem Zusatz von löslichem Stickstoff, insbesondere von Nitrat (s. z. B. Tyson 1930; Böning 1933; Syssakyan 1938 *a*). Wenn die Kohlenhydratproduktion gehemmt ist, z. B. durch starke Beschattung, werden die gebildeten Kohlenhydrate rasch zur Bildung von Aminosäuren verbraucht, besonders bei guter Versorgung der Pflanzen mit löslichem Stickstoff. Phosphor hat, wie bekannt, eine grosse enzymatische Bedeutung für den Kohlenhydratumsatz in der Pflanze und ist für die Eiweissynthese notwendig. Bei sehr starkem Phosphormangel wird die Photosynthese gehemmt, wobei der Zuckergehalt in der Pflanze

[1] Welche Rolle der organische Stickstoff bei der Mykorrhizabildung spielt, wird hier nicht zur Behandlung aufgenommen, und zwar teils weil diese Frage vor allem mit dem Problem der Bedeutung der Mykorrhiza für die Bäume zusammenhängt, teils weil es notwendig erscheint in erster Linie zu erforschen, welche Rolle der unorganische Stickstoff bei der Mykorrhizabildung spielt. Aus Versuch 3 geht hervor, dass organischer Stickstoff allein (dessen Menge durch Beimischung von Sägespänen nicht gemindert wird) für eine gute Mykorrhizabildung nicht genügt (vgl. Rayner 1936, 1939).

herabgesetzt wird; liegt weniger starker Phosphormangel vor, kann die Photosynthese normal stattfinden, aber die Bildung von Proteinstickstoff ist immer noch erschwert, so dass Nitrate angehäuft werden können und in gewissen Fällen ein Überschuss an Monosachariden auftritt (s. Eckerson 1931; Böning 1933; Richards & Templeman 1936; Jones 1936; Haas 1936; Richards 1938; Syssakyan 1938 *a* und *b*; Williams 1938; Smirnov, Strom & Kuznetzov 1938; betreffs Nadelbäume vgl. auch Sylvén 1924).

Am Ende einer Vegetationsperiode (6.—8. Okt.) wurde der Gehalt an reduzierender Substanz bei jungen Kiefern bestimmt, die bei verschiedenen Lichtstärken und mit wechselnden Zusätzen leichtzugänglichen Stickstoffs und Phosphors gezüchtet worden waren (Versuch 4 und 7). Es wurde viel weniger reduzierende Substanz gefunden in den Wurzeln jener Pflanzen, die NH_4NO_3 erhalten hatten, besonders solcher, die in den an leichtlöslichem Stickstoff armen K- und V-Erden gewachsen waren (Tab. 45). Eine Zufuhr von H_3PO_4 zu diesen Erden führte dagegen eine Vermehrung des Gehalts der Wurzeln an reduzierender Substanz herbei (in der H-Erde jedoch einen schwächeren Rückgang). Ein gleichzeitiger Zusatz von NH_4NO_3 bewirkte in allen Erden eine kräftige Herabsetzung des Gehalts der Wurzeln an reduzierender Substanz. Desgleichen wirkte Beschattung und zwar in noch höherem Grade, besonders wo NH_4NO_3 zugesetzt war. In den oberirdischen Teilen waren die Unterschiede bedeutend geringer als in den Wurzeln, gaben aber im grossen ganzen dasselbe Bild.

Zwecks einer approximativen Schätzung des Stärkegehalts wurden Sprosse und Wurzeln einer Anzahl Versuchspflanzen in Alkohol entfärbt und mit Jod-Jodkaliumlösung behandelt. Die Sprosse enthielten durchgehend viel Stärke. In den Wurzeln zeigten sich grössere Mengen nur bei Pflanzen mit geringem Wachstum, besonders in der K-Erde nach Zusatz von Phosphorsäure oder bloss von destilliertem Wasser. Im allgemeinen färbten sich fast gar nicht Wurzeln kräftiger Pflanzen, ausser an den Spitzen, während die Wurzeln schwacher Pflanzen stark blau oder (in der K-Erde) schwarz wurden.

Um den Gehalt an reduzierender Substanz während der Vegetationsperiode zu untersuchen, wurden am 1. Aug. eine Anzahl chemischer Analysen an Pflanzen gemacht, aufgezogen im Rohhumus K und Torf H mit Zusatz der als N_4 bzw. P_4 und N_4P_4 (Tab. 26) bezeichneten Stickstoff- und Phosphorgaben. Der Gehalt der Wurzeln an reduzierender Substanz war am höchsten bei kleinen Pflanzen, die im Wachstum entweder durch Stickstoffmangel (in der K-Erde) oder durch Phosphormangel (in der H-Erde) gehemmt waren; er war immer niedriger bei den be-

Tabelle 45.

Gehalt an reduzierender Substanz (in % des Trockengewichts) in einjährigen Kiefern, aufgezogen in drei verschiedenen Humusformen (s. S. 61 und Fig. 17—18) nach Zusatz von NH_4NO_3 und H_3PO_4 (s. Tab. 26) bei 12, 23 und 49 % Licht. Die Analysen am 6.—8. Okt. ausgeführt. Versuch 4 und 7.

	Spross							Wurzel						
Licht	12 %		23 %		49 %			12 %		23 %		49 %		
Humusform	K	H	K	H	K	V	H	K	H	K	H	K	V	H
Dest. Wasser	5,7	6,0	6,3	6,3	6,6	6,7	6,4	3,6	1,5	4,9	4,8	5,6	5,5	5,3
N_1	5,1	5,8	5,8	6,4	6,2	6,5	6,3	2,2	1,3	4,0	4,6	4,8	5,0	5,1
N_2	4,2	5,6	4,9	5,7	5,4	5,9	6,0	1,8	1,3	3,1	4,6	3,7	3,8	4,6
N_4	4,2	5,0	4,0	5,2	4,4	4,6	5,8	1,3	1,2	2,6	4,0	3,0	3,2	4,2
P_1	6,0	6,1	6,2	6,1	6,6	6,8	6,5	3,8	0,9	5,0	3,7	5,3	5,2	5,0
P_2	5,8	5,8	6,5	6,2	6,5	6,9	6,5	3,7	1,2	5,3	3,4	5,3	5,6	4,6
P_4	5,8	5,7	6,3	5,9	6,7	6,9	6,4	3,8	1,1	5,3	3,5	5,8	6,0	4,2
N_1P_1	—	—	—	—	6,0	6,3	6,1	—	—	—	—	3,7	4,4	3,1
N_1P_2	—	—	—		6,2	6,5	6,2	—	—	—	—	3,6	4,1	3,0
N_1P_4	—	—	—	—	6,1	6,3	5,8	—	—	—	—	3,7	4,0	2,7
N_2P_1	—	—	—	—	5,8	6,0	6,0	—	—	—	—	3,1	3,8	2,6
N_2P_2	—	—	—	—	5,7	6,0	5,7	—	—	—	—	3,4	3,7	2,3
N_2P_4	—	—	—	—	5,7	5,7	5,3	—	—	—	—	3,2	4,0	2,4
N_4P_1	—	—	—	—	5,1	5,8	5,4	—	—	—	—	2,8	3,3	2,3
N_4P_2	—	—	—	—	5,4	5,5	5,5	—	—	—	—	2,6	3,0	2,0
N_4P_4	—	—	—	—	5,0	5,4	5,2	—	—	—	—	2,3	2,9	2,1

sonders kräftigen, mit Stickstoff und Phosphor gut versorgten Pflanzen (Pflanzen der N_4P_4-Serie, N-Pflanzen in der K-Erde, P-Pflanzen in der H-Erde):

	Dest. Wasser	N_4	P_4	N_4P_4
Rohhumus K	4,09	3,01	4,37	2,57
Torf H	3,36	3,20	3,14	2,38

Auffallenderweise ergaben nicht-hydrolysierte Proben die gleichen Werte wie die hydrolysierten (oder sogar noch etwas höhere). Zum selben Ergebnis kam Langlet (1936, S. 276) bei Analysen von Kiefernnadeln, ausgeführt am 3. Aug. Wahrscheinlich besteht ein grosser Teil der bestimmten Menge der reduzierenden Substanz nicht aus Zucker sondern aus anderen reduzierenden, nicht ausgefällten Stoffen, deren Natur einer

Untersuchung wert wäre. Trotzdem ist wohl anzunehmen, dass die grössere Menge reduzierender Substanz, die bei den kleinen Pflanzen mit zurückgebliebenem Wachstum gefunden wurde, auf eine grössere Menge löslicher Kohlenhydrate in den Wurzeln dieser Pflanzen deuten.[1] Der zwar nicht quantitativ bestimmte, aber durch die Jodfärbung sehr deutlich hervortretende, grössere Stärkegehalt der Wurzeln kleiner Pflanzen spricht zudem dafür, dass die Unterschiede des Zuckergehalts in den Wurzeln tatsächlich grösser waren als die Analysen zeigen. Obzwar in diesem besonderen Fall nicht untersucht, ist nämlich eine gewisse regelmässige Beziehung zwischen Stärkemenge und Gehalt löslicher Kohlenhydrate wahrscheinlich.

E. Der Einfluss löslicher Kohlenhydrate der Wurzeln auf die Mykorrhizabildung.

Es wurde gefunden, dass die Mykorrhizabildung stark herabgesetzt war bei schwachem Licht, d. h. wenn sich nur wenig Kohlenhydrate bilden können. Schon dies liess einen Zusammenhang vermuten zwischen Mykorrhizafrequenz und Gehalt der Wurzeln an löslichen Kohlenhydraten. Die im vorhergehenden Abschnitt angeführten Analysen und Proben sprechen nicht gegen die Annahme einer solchen Beziehung. Soweit bekannt, können die Baummykorrhizapilze nur lösliche Kohlenhydrate gut verwerten (Melin 1925, S. 45), die sie im Boden schwierig finden können wegen der harten Konkurrenz um solch allgemein verwertbare Energiequellen. Es ist schon der Schluss gezogen worden, dass die Mykorrhizapilze der Bäume energetisch Parasiten auf ihren Wirten sind (Frank 1885; Romell 1939 *a* und *b*).

Zunächst wurde nun als Arbeitshypothese angenommen, dass ein genügender Gehalt der Baumwurzeln an löslichen Kohlenhydraten die Bedingung ist für die Mykorrhizabildung, indem die Mykorrhizapilze erst dadurch veranlasst werden, in die Wurzeln einzudringen. Was bekannt ist über die Bedingungen der Knöllchenbildung bei den Leguminosen (s. S. 168 u. f.) und über die Wirkung von Stickstoff- und Phosphornahrung auf den Kohlenhydratumsatz in den Pflanzen, legte den Gedanken nahe, mit Hilfe der genannten Arbeitshypothese eine einheitliche Erklärung zu suchen für die scheinbar äusserst komplizierte Abhängigkeit der Baummykorrhizabildung von äusseren Bedingungen.

[1] Der C-Gehalt der Pflanzen war immer derselbe (wechselte in den Analysen nur zwischen 0,49 und 0,51 %), sei es, dass den Pflanzen verschiedene Nährlösungen zugeführt oder dass sie bei wechselnden Lichtstärken gezüchtet wurden.

Es hat sich ergeben, dass sich die Mykorrhiza gut entwickelt, wenn im Substrat entweder an löslichem Stickstoff oder an Phosphorsäure Mangel herrscht. Unter solchen Umständen wird die Eiweissynthese gehemmt. Die Pflanzen erreichen keine optimale Entwicklung, und in der Wirtspflanze entsteht ein Überschuss an löslichen Kohlenhydraten (s. Tab. 45).

Wenn leichtzugänglicher Stickstoff und Phosphor den Pflanzen reichlich zur Verfügung stehen, kann die Eiweissynthese so glatt verlaufen, dass die Kohlenhydrate in dem Masse, als sie sich bilden, verbraucht werden und sich nicht anhäufen können. Die Mykorrhizabildung ist unter solchen Bedingungen auch äusserst gering oder fehlt ganz (Versuch 4, Fig. 29—31).

Bei reichlicher Zufuhr von Ammoniumnitrat zu Erden, wo der Gehalt an löslichem Stickstoff, nach allem zu urteilen, ein begrenzender Faktor für das Wachstum war (K, V), nahm die Mykorrhizabildung stark ab. Aus Analysen (Tab. 45, S. 163) ging hervor, dass der Gehalt an löslichen Kohlenhydraten in den Wurzeln gleichzeitig geringer wurde. Reichliche Zufuhr von NH_4NO_3 zu der H-Erde, die an löslichem Stickstoff reich war, hatte keine entsprechende Wirkung auf die Pflanzen oder die Mykorrhizabildung. Der Gehalt an löslichen Kohlenhydraten verblieb auch verhältnismässig hoch (Tab. 45). Nach allem zu schliessen, war in diesem Fall Phosphormangel ein begrenzender Faktor für das Wachstum, und die Eiweissynthese konnte durch Zusätze löslichen Stickstoffs nicht angeregt werden. — Dass die Mykorrhizabildung bei beschatteten Pflanzen, aufgezogen in Erden, reich an leichtzugänglichem Stickstoff, schwächer war als bei Pflanzen, gezüchtet in stickstoffärmeren Humusformen (s. Fig. 25 und 26), dürfte auf ähnliche Weise erklärt werden können. Infolge des verhältnismässig hohen Gehalts an löslichem Stickstoff ist nämlich eine höhere Lichtstärke erforderlich, damit der Gehalt an löslichen Kohlenhydraten in den Wurzeln hoch genug werden kann, um die Mykorrhizapilze zu veranlassen, in die Wurzeln einzudringen und Mykorrhiza zu entwickeln.

Wurde Phosphorsäure einer Humusform zugesetzt, wo der Gehalt leichtzugänglichen Stickstoffs ein begrenzender Faktor für das Wachstum war (K, V), dann nahm der Gehalt löslicher Kohlenhydrate in den Pflanzen zu (Tab. 45). Gleichzeitig wurde die Mykorrhizabildung angeregt, was sich besonders bei schwacher Beleuchtung bemerkbar machte (s. Fig. 43). Dass der erhöhte Phosphorgehalt in diesem Fall eine grössere Konzentration löslicher Kohlenhydrate auslöste, ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass der Phosphor, wie früher erwähnt — wenigstens bei Mangel an löslichem Stickstoff im Substrat —

die Zuckeranhäufung in der Pflanze begünstigt. Ein H_3PO_4-Zusatz zu der ursprünglich phosphorarmen H-Erde mit lebhafter Stickstoffmobilisierung bewirkte dagegen einen geringeren Rückgang der Mykorrhizaentwicklung und auch, wie aus Tab. 45 hervorgeht, eine Abnahme des Kohlenhydratgehalts in den Pflanzen. Da der Gehalt an Phosphor in diesem Fall, nach allem zu urteilen, ein begrenzender Faktor für das Wachstum war, dürfte ein Zusatz von H_3PO_4 eine stark gesteigerte Eiweissbildung hervorgerufen haben, wodurch die Entwicklung der Pflanzen begünstigt wurde und der grössere Teil des durch die Photosynthese gebildeten Zuckers für den eigenen Aufbau der Pflanze verbraucht worden sein dürfte. Ein Zusatz von H_3PO_4 zu stark beschatteten Pflanzen in dieser Erde (H) führte nicht, wie bei den Pflanzen in der K-Erde, zu einer Erhöhung der Mykorrhizafrequenz, dagegen aber zu einer verhältnismässig besseren Entwicklung der Pflanzen als in der letztgenannten Erde (vgl. Fig. 43, 45 und 46), obwohl das Licht (12 %) in beiden Fällen der eigentlich begrenzende Faktor für das Wachstum war (vgl. Romell 1924). Auch dies Verhalten liesse sich durch den Gehalt löslicher Kohlenhydrate, der bei den Pflanzen in der K-Erde höher war als bei denen in der H-Erde (Tab. 45), erklären.[1]

Die offensichtlich schlechtere Entwicklung der Mykorrhiza in stark geschlossenen Beständen als auf mehr offenen Partien derselben Waldgesellschaft beruht höchst wahrscheinlich auf Mangel an Licht und damit an löslichen Kohlenhydraten in der Wirtspflanze. Bei starker Beschattung scheinen Pilze mehr oder weniger parasitischer Natur die Vorherrschaft über die eigentlichen Mykorrhizapilze leicht zu gewinnen, wobei sich Pseudomykorrhizen oder Mykorrhizen vom *Da*-Typ bilden, wie es auch durch die experimentellen Untersuchungen bestätigt wurde (s. Fig. 47). Auffallend ist ferner die grosse Häufigkeit der Mykorrhiza *Dn* in geschlossenen Beständen wie auch in gewissen Fällen in stark beschat-

[1] Es ist für verschiedene Pflanzen nachgewiesen, dass der Kohlenhydratumsatz auch durch K und Ca beeinflusst werden kann. So zeigten Gassner & Goeze (1934), dass ein starker K-Mangel die Assimilation bei jungen Getreidepflanzen herabsetzt, wenn der N-Gehalt im Substrat hoch ist, und Schneider (1935), dass ein starker Ca-Mangel eine Anhäufung von Kohlenhydraten und eine Hemmung der Nitratassimilation bei *Pelargonium zonale* verursacht. Es ist daher nicht ganz ausgeschlossen, dass ein sehr starker K- oder Ca-Mangel im Boden die Mykorrhizabildung bei Nadelbäumen beeinflussen könnte, auch wenn diese Wirkung in schwedischen Böden nicht von so grosser Bedeutung wie der Einfluss von N und P sein dürfte, von denen man weiss, dass sie die Oxidations- und Reduktionsprozesse in der Pflanze direkt regeln. Nicht einmal in der an Mineralstoffen äusserst armen H-Erde (chemische Analysen s. auch Malmström 1935) spielten K oder Ca, wie früher erwähnt, für die Mykorrhizabildung bei Kiefernpflanzen eine nennenswerte Rolle (vgl. Versuch 4 und 8). Vgl. auch Nightingale (1937).

teten Gewächshauskulturen mit solcher Erde, wo *Cenococcum* (vgl. Lihnell 1942), nach allem zu urteilen, reichlich vorhanden war (vgl. Tab. 27 und 33).

Auch der Zeitpunkt der Mykorrhizabildung scheint bis zu einem gewissen Grad mit dem Kohlenhydratgehalt in den Wurzeln zusammenhängen. Melin wies 1923 (l. c., S. 110—111) nach, dass die kräftigste Mykorrhizabildung im Herbst stattfindet, und dass man in den Sommermonaten nur selten junge Mykorrhizen findet. Bei den vorliegenden Versuchen zeigte sich, dass die erste Mykorrhizabildung in den einzelnen Erden zu verschiedenen Zeitpunkten eintritt. So kamen im Torf H (wie auch im Mull F und Mull M, die ebenfalls untersucht wurden) nicht vor ungefähr Mitte August Mykorrhizen vor, während im Rohhumus K (nach Zufuhr von lediglich Wasser oder von Phosphorsäure) schon einen Monat früher eine ziemlich reiche Mykorrhizabildung (20—30 %) eingetreten war. Später im Herbst war die Mykorrhizafrequenz jedoch in der H-Erde sogar höher als in der K-Erde (vgl. z. B. Fig. 29 und 31). — Wie aus den auf S. 163 mitgeteilten Analysenwerten hervorgeht, war der Gehalt an reduzierender Substanz am 1. August in den Wurzeln der kleinen Pflanzen in der K-Erde, der bloss destilliertes Wasser oder Phosphorsäure zugeführt worden war, grösser, aber in den Wurzeln der mit Stickstoff gedüngten, kräftigen Pflanzen wie überhaupt bei Pflanzen in der H-Erde geringer. Eine Übereinstimmung scheint also auch in dieser Hinsicht zwischen der Mykorrhizabildung und dem Gehalt an Kohlenhydraten der Wurzeln vorzuliegen. In der H-Erde kommt die Mykorrhizabildung allem Anschein nach nicht so früh in Gang, da die Pflanzen infolge des hohen Gehalts an löslichem Stickstoff im Substrat in diesem Fall bedeutend kräftiger werden als in der K-Erde, und ein Überschuss an löslichen Kohlenhydraten erst später im Herbst nach dem Ende der eigentlichen Wachstumsperiode, wo auch Sacharose in den Wurzeln deutlich nachweisbar ist (vgl. Langlet 1936, S. 276), entstehen kann.

Bei den unter aseptischen Verhältnissen vorgenommenen Versuchen, bei denen gleichzeitig die Konzentrationen von Stickstoff und Phosphor im Substrat variierten, liess sich auch studieren, welchen Einfluss verschiedene zugeführte Mengen Glukose auf die Mykorrhizabildung ausübten. Der Abnahme der Mykorrhizafrequenz, die sich auch in diesen Versuchen bei hohen Konzentrationen sowohl von löslichem Stickstoff wie von Phosphor im Substrat beobachten liess, konnte in hohem Grade durch Zufuhr einer grösseren Menge Glukose, die die Versuchspflanzen begierig aufnahmen (s. S. 131), entgegengewirkt werden (vgl. Fig. 54 und 55). Dieser Stoff schien also den Zuckervorrat der Pflanze

bis zu einem gewissem Grad ergänzen zu können, so dass sogar ein Teil des aus dem Substrat aufgenommenen Zuckers dem angreifenden Pilz zur Verfügung gestellt und Mykorrhiza gebildet werden konnte. Der Umstand, dass die Mykorrhiza sich bei starker Beschattung (14 % Licht) bei einer Glukosekonzentration von 2,5 g/Liter erheblich besser entwikkelte als bei einer von 0,5 g/Liter, zeigte, dass ein Zusatz von Glukose dieselbe Bedeutung für die Mykorrhizabildung haben kann wie eine höhere Lichtstärke (s. Fig. 52). Ein sehr hoher Glukosezusatz (10 g/Liter) zum Substrat bewirkte indessen, wie aus Versuch 10 hervorgeht, einen Rückgang der Mykorrhizabildung im Vergleich zu der bei niedrigeren Glukosekonzentrationen. Dies ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass, wie chemische Analysen zeigten, nicht die ganze Glukosemenge des Versuchskolbens in diesem Fall von der Pflanzen aufgenommen werden konnte, und dass der Zuckerbedarf des Pilzes unter solchen Umständen leichter direkt aus dem Substrat als aus den Wurzeln der Nadelbaumpflanze gedeckt werden könnte.

F. Vergleich zwischen den Bedingungen der Mykorrhizabildung und denen der Bildung von Wurzelknöllchen bei den Leguminosen und *Alnus glutinosa*.

Seit alters her ist es eine bekannte Tatsache, dass die Knöllchenbildung an den Wurzeln der Leguminosen aufhört, wenn dem Substrat eine gewisse Quantität löslichen Stickstoffs, verschieden hoch für verschiedene Pflanzenarten und Substrate, zugeführt wird (s. z. B. Giöbel 1926; Allison & Ludwig 1934; Hopkins 1935). Kleine Zusätze haben jedoch eine günstige Wirkung (Giöbel 1926; Ludwig & Allison 1935). Phosphor kann in gewissen Fällen erwiesenermassen die Knöllchenbildung stark anregen (s. z. B. Wilson 1917; Thornton 1929; Hutchins 1936; Poschenrieder, Sammet & Fischer 1940). Der Einfluss des Lichtes auf die Knöllchenbildung ist auch von einer grossen Anzahl Forscher nachgewiesen worden. Thornton (1930) zeigte z. B., dass die Knöllchenbildung bei jungen Luzernepflanzen aufhörte, wenn sie im Dunkeln gehalten wurden. Hopkins (1935) wies nach, dass alle solche Faktoren, die die Kohlensäureassimilation befördern, z. B. starke Beleuchtung, die Knöllchenbildung begünstigen, und Fred & Wilson (1934) zeigten, dass jeder Faktor, der die zugänglichen Kohlenhydrate in der Pflanze erhöht, die Anzahl Knöllchen vermehrt. Mehrere Forscher, z. B. Leonard (1926), Wilson (1931), Allison & Ludwig (1934), haben ferner nachgewiesen, dass eine stärkere Knöllchenbildung auch durch Zusatz von Zucker zum Substrat hervorgerufen werden kann.

Die Entwicklung von Wurzelknöllchen bei den Leguminosen scheint jedoch letzten Endes durch das Verhältnis löslicher Kohlenhydrate zu Stickstoff in der Pflanze geregelt zu werden (s. WILSON 1937). WILSON (1935) variierte das Verhältnis lösliche Kohlenhydrate/Stickstoff bei verschiedenen Leguminosen u. a. durch Veränderung des Gehalts CO_2, O_2 und N_2 in der Atmosphäre sowie durch Variationen der Lichtstärke und der zugeführten Menge Stickstoff. Er fand hierbei, dass die Knöllchenbildung bei einer mässigen Konzentration Kohlenhydrate und einer niedrigen Stickstoffkonzentration am kräftigsten war. Wenn die Konzentration der Kohlenhydrate im Verhältnis zum Stickstoff sehr hoch war, wurde der Angriff der Bakterien auf die Wurzeln ebenfalls begünstigt, die Knöllchenbildung ging aber etwas zurück. Kamen Kohlenhydrate und auch Stickstoff entweder in sehr niedrigen oder in sehr hohen Konzentrationen vor, dann war die Knöllchenbildung stark gehemmt. Wenn sich schliesslich das erwähnte Verhältnis zugunsten des Stickstoffs stark verschoben hatte und die Kohlenhydrate in den Pflanzen gering waren, wurde die Knöllchenbildung völlig gehemmt.

Wie sich aus dem Vorhergehenden ergibt, scheint zwischen den Bedingungen für die Knöllchenbildung bei den Leguminosen und denen für die Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte eine gewisse Übereinstimmung zu herrschen. In beiden Fällen scheinen nämlich letzten Endes die Faktoren, die einen Überschuss an Kohlenhydraten in der Wirtspflanze hervorrufen, entscheidend zu sein. Auch in bezug darauf, dass eine gewisse Menge löslichen Stickstoffs für sowohl Knöllchenbildung wie auch Mykorrhizabildung erforderlich ist, herrscht zwischen den Leguminosen und den Nadelbäumen Übereinstimmung. WILSONS (1931) Versuche mit Zuckerzusatz zu verschiedenen Leguminosen in Agarkulturen, bei denen, obwohl die Pflanzen im Dunkeln aufbewahrt wurden, Knöllchenbildung eintrat, lassen sich vergleichen mit den unter aseptischen Verhältnissen vorgenommenen Versuchen mit Glukosezusatz zu geimpften Kiefernpflanzen, die bei schwacher Beleuchtung aufgezogen wurden. Aus diesen letzteren Versuchen ging hervor, dass die Mykorrhizabildung in 14 % Licht bei höheren Zuckerkonzentrationen (bis zu einer gewissen Grenze) kräftiger war als bei niedrigeren (Versuch 10).

Während die Knöllchenbildung bei den Leguminosen nach der Ansicht mehrerer Forscher durch das Verhältnis der löslichen Kohlenhydrate zu Stickstoff in der Wirtspflanze geregelt werden soll, besteht zwischen diesem Verhältnis und der Mykorrhizabildung kein genereller Zusammenhang. Wenn also z. B. der Gehalt an Phosphorsäure ein begrenzender Faktor für das Wachstum war (wie in der angewendeten H-Erde), konnte trotz reichlichen Vorhandenseins as-

similierbaren Stickstoffs im Substrat und eines verhältnismässig niedrigen Wertes des Verhältnisses lösliche Kohlenhydrate/Totalstickstoff in den Pflanzen (vgl. Tab. 30 und 45) eine äusserst reichliche Mykorrhizabildung vorkommen (vgl. Fig. 31).

Bei *Alnus glutinosa* wurde die Entwicklung der Pflanzen nicht durch Zusatz von NH_4NO_3, wohl aber durch Zufuhr von H_3PO_4 begünstigt, während das Umgekehrte bei Kiefernpflanzen, aufgezogen in derselben Erde (V), der Fall war. Was die Knöllchenbildung bzw. die Mykorrhizabildung betrifft, so herrschte doch insofern eine Übereinstimmung, als beide durch NH_4NO_3 gehemmt, durch H_3PO_4 aber begünstigt wurden (Versuch 4 und 5). Da *Alnus* einen mit den Leguminosen übereinstimmenden Stickstoffhaushalt hat, ist es sehr bemerkenswert, dass bei Erlen und Kiefern unter denselben äusseren Bedingungen in bezug auf Wurzelknöllchenbildung wie Mykorrhizabildung eine solche Übereinstimmung herrschte.

G. Schlussbetrachtungen.

Die aufgestellte Arbeitshypothese hat sich in der Tat als fähig erwiesen, dem auf den ersten Blick verwirrenden Tatsachenmaterial gerecht zu werden und kann füglich nunmehr als eine Theorie der Mykorrhizabildung bei den Nadelbäumen angesehen werden. Sie besagt, dass die Mykorrhizabildung geregelt wird durch den in den Baumwurzeln vorhandenen Überschuss an Energienahrung. Wenn lösliche Kohlenhydrate in reichlichem Ausmass in den Wurzeln vorhanden sind, dann kann der Pilz in diese eindringen und sich etwas von dem nicht angewendeten Überschuss zunutze machen und gleichzeitig dazu beitragen, den Bedarf der Wirtspflanze an dem einen oder anderen Nährstoff dadurch zu decken, dass er neue Diffusionsmöglichkeiten (oder teilweise einen Transport durch die Hyphen) zwischen dem Boden und der Wurzel bewirkt (vgl. Rexhausen 1920; Endrigkeit 1937). Es lässt sich also denken, dass ein Austausch zu gegenseitigem Nutzen entsteht, sobald die äusseren Verhältnisse es zulassen, und zwar so, dass diese Verhältnisse im höheren Symbionten einen derartigen Zustand schaffen (hohen Gehalt an löslichen Kohlenhydraten in den Wurzeln), dass sich Mykorrhiza bilden kann. Auch muss eine gewisse Virulenz bei den angreifenden Pilzen als notwendig vorausgesetzt werden.

Die Theorie lässt die Mykorrhizabildung als eine Mangelerscheinung gelten, wie Stahl und Hatch sie aufgefasst haben, denn der als entscheidend betrachtete Überschuss an Energienahrung in den Wurzeln ist durch relativen Mangel an Stickstoff- oder Phosphornahrung bedingt.

Hatchs Auffassung, dass sich die Mykorrhiza dann entwickle, wenn die innere Konzentration eines oder mehrerer der Elemente N, P, K oder Ca in der Wirtspflanze sehr gering ist, hat sich jedoch, wie erwähnt, nicht bestätigen lassen.

Durch die aufgestellte Theorie ist die Mykorrhizabildung der Nadelbäume mitsamt der Knöllchenbildung der Leguminosen und Erlen unter einen einheitlichen Gesichtspunkt gebracht, und eine ganze Reihe von anscheinend komplexen Erscheinungen lässt sich dadurch erklären.

Allgemeine Zusammenfassung.

1. Die ektotrophe Mykorrhiza der Nadelbäume ist in der Natur äusserst verschieden ausgebildet und entwickelt sich trotz reichlichen Vorhandenseins und Wachstums mykorrhizabildender Pilze im Boden häufig nicht optimal. Der Zweck der vorliegenden Abhandlung ist, die Ursachen dieser Verhältnisse zu beleuchten und die äusseren Faktoren, die die Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte bestimmen, zu studieren. Dies geschah teils durch eine Untersuchung der Frequenz und des Aussehens der Mykorrhiza in einer Anzahl allgemein vorkommender schwedischer Waldgesellschaften verschiedener Beschaffenheit, teils durch Züchtung von Kiefern und Fichten in verschiedenen Humusformen sowie unter aseptischen Verhältnissen.

2. Die Entwicklung der Mykorrhiza wechselte in der Regel sogar innerhalb einheitlicher Waldgesellschaften ziemlich stark, weshalb ein allgemeingültiger Vergleich mehr oder weniger unsicher ist. Am reichlichsten entwickelt wurde die Mykorrhiza auf dem Rohhumusboden der mittelschwedischen moosreichen Nadelwälder gefunden. In nordschwedischen moosreichen Nadelwäldern mit aktivem Humuszustand (z. B. Wäldern vom *Geranium*-Typ) entwickelt sich die Mykorrhiza in der Regel ebenfalls gut, in moosreichen Wäldern vom *Vaccinium*-Typ und *Dryopteris*-Typ, insbesondere in stark geschlossenen Beständen, dagegen gewöhnlich ziemlich schlecht. Dasselbe gilt von der Mykorrhizabildung in flechtenreichen Kiefernwäldern. In Wäldern auf typischen Mullböden ist die Entwicklung der Mykorrhiza gewöhnlich schwach, häufig jedoch nicht so schwach, wie man früher geltend gemacht hat. Auf neulich entwässerten Moorböden kommt die Mykorrhiza in der Regel nur spärlich vor.

3. Über die vorkommenden Mykorrhizatypen ist zu erwähnen, dass Mykorrhizen vom *A*- und *B*-Typ innerhalb aller Waldgesellschaften vorhanden sind und je nach den Pilzarten, die die Mykorrhizen konstituieren, zahlreiche Entwicklungsformen aufweisen. Mykorrhiza *C* wurde am häufigsten angetroffen in moosreichen Wäldern vom reinen *Hylocomium*-Typ und in Randgebieten von Mooren. »Schwarze Mykorrhizen«, insbesondere Mykorrhiza *Dn*, wurden bei stärker beschatteten Bäumen und

Pflanzen in grösserer Zahl gefunden als bei besser beleuchteten. In flechtenreichen Kiefernwäldern und auf Mooren sind die Mykorrhizen vom *Da-* und *Dn*-Typ selten. Ektendotrophe Mykorrhiza mit einem dünnen Hyphenmantel, aber dicken HARTIGschen Netzwerk und einer kräftigen intrazellularen Infektion (der Pilz ist wahrscheinlich mehr oder weniger parasitisch) wurde vorzugsweise bei ziemlich schwachen Pflanzen in Humusformen mit geringer Stickstoffmobilisierung (in Fichtenwäldern vom *Vaccinium*-Typ und in geschlossenen Beständen flechtenreicher Kiefernwälder) angetroffen. In Humusformen mit einer lebhaften Nitratbildung, z. B. in typischen Mullböden, ist die Mykorrhiza meistens von ausgeprägt ektotrophem Typ und hat einen dicken Mantel, aber ein dünnes, sich nach innen verschmälerndes HARTIGsches Netzwerk (vgl. Fig. 5 und 15).

4. HATCHS (1937) Theorie, dass sich die Mykorrhiza dann entwickle, wenn die innere Konzentration eines oder mehrerer der Elemente N, P, K oder Ca in der Wirtspflanze sehr gering ist, liess sich nicht bestätigen. So wurde z. B. gefunden, dass der relative Gehalt dieser Stoffe bei stark beschatteten Pflanzen ohne Mykorrhiza ebenso hoch sein kann wie bei gut beleuchteten mit guter Mykorrhizabildung.

5. Die experimentellen Untersuchungen ergaben, dass die äusseren Faktoren, die vor allem die Mykorrhizabildung bestimmen, Licht, löslicher Stickstoff und Phosphor sind.

6. Damit sich die Mykorrhiza bilde, ist eine gewisse Lichtstärke erforderlich, verschieden hoch nach der Beschaffenheit des Substrats, in dem der Baum wächst. Im allgemeinen ist die Mykorrhizafrequenz bei etwa 25 % Beleuchtung annähernd ebenso hoch wie bei höheren Lichtstärken. In Erden mit lebhafter Stickstoffmobilisierung ist für eine optimale Mykorrhizabildung jedoch eine höhere Lichtstärke erforderlich (vgl. die starke Einwirkung von Beschattung auf die Mykorrhizabildung in Mullböden). Bei einer geringeren Bestrahlung als etwa 25 % nimmt die Mykorrhizabildung stark ab und am meisten in Erden mit hoher Nitratbildung. Bei 6 % Licht wurde niemals eine Mykorrhizabildung beobachtet.

7. Sehr starker Mangel an assimilierbarem Stickstoff im Substrat hemmt, wie in mehreren Versuchen nachgewiesen, die Mykorrhizabildung. — Wahrscheinlich ist die schlechte Entwicklung der Mykorrhiza in den untersuchten nordschwedischen moosreichen Fichtenwäldern und in den flechtenreichen Kiefernwäldern zum grossen Teil durch unzureichende Stickstoffnahrung zu erklären (vgl. Fig. 17).

8. Ein hoher Gehalt assimilierbaren Stickstoffs im Boden setzt die Mykorrhizabildung herab, umso mehr je geringer die Lichtstärke ist,

vorausgesetzt dass Phosphor in verhältnismässig hoher Konzentration vorhanden ist. Bei geringem Phosphorgehalt kann die Mykorrhiza dagegen trotz eines hohen Ammoniak- und Nitratgehalts im Substrat üppig entwickelt sein. Eine sehr hohe Konzentration von löslichem Stickstoff und auch Phosphorsäure schliesst, wie alle Versuche zeigten, die Mykorrhizabildung gänzlich aus. — Die oft schlechte Entwicklung der Mykorrhiza in typischen Mullböden ist wahrscheinlich zum grossen Teil auf den hier hohen Gehalt sowohl an assimilierbarem Stickstoff wie an Phosphor zurückzuführen. Ähnlich liesse sich die auffallend schlechte Mykorrhizabildung erklären, die kräftige Pflanzen auf Kahlschlägen in flechtenreichen Kiefernwäldern zeigen können. Der Stickstoffumsatz im Boden derartiger Schläge ist nämlich rege (Hesselman) bei gleichzeitig häufig hohem Phosphorgehalt. Hierdurch liesse sich auch erklären, warum auf nicht zu alten Kahlschlägen alle Übergänge von guter und schlechter Mykorrhizabildung bei verschiedenen Pflanzen angetroffen werden.

9. Bei sehr geringer Phosphorkonzentration im Substrat wird die Mykorrhizabildung gehemmt. Ein hoher Phosphorgehalt im Boden wirkt aber nur dann auf die Mykorrhizabildung günstig, wenn der Gehalt an löslichem Stickstoff klein ist. Dies tritt besonders bei geringer Lichtstärke hervor (s. Fig. 43). — Die schlechte Entwicklung der Mykorrhiza auf trockengelegten Mooren beruht wahrscheinlich oft zum grossen Teil auf Phosphormangel im Boden. Wird die Menge Phosphorsäure um einiges erhöht, dann kann die Mykorrhizabildung stark angeregt werden. Dies mag der Grund sein für die zeitweilig auffallend gute Mykorrhizabildung in Wällen aus aufgeworfener Grabenerde auf trockengelegten Mooren.

10. Die Mykorrhiza entwickelt sich also optimal, wenn unter im übrigen günstigen Bedingungen (insbesondere genügendem Licht) ein starker (jedoch nicht völliger) Mangel entweder an löslichem Stickstoff oder an Phosphorsäure im Substrat herrscht. Unter aseptischen Verhältnissen vorgenommene Versuche haben es wahrscheinlich gemacht, dass sich die Mykorrhiza schwach entwickelt, wenn ein sehr starker Mangel vorliegt sowohl an löslichem Stickstoff wie an Phosphor. — Bei einem Versuch mit *Alnus glutinosa* liess sich nachweisen, dass die Entwicklung ihrer Wurzelknöllchen (aber nicht des Pflanzenwachstums) ebenso von löslichem Stickstoff und Phosphor beeinflusst wird wie die Mykorrhizabildung bei Kiefern.

11. Die Bedeutung von Licht, Stickstoff und Phosphor für die Mykorrhizabildung bei Kiefern und Fichten dürfte hauptsächlich indirekt sein, und zwar infolge des Einflusses, den diese Faktoren auf den Gehalt

an löslichen Kohlenhydraten in den Wurzeln der Wirtspflanze ausüben, welcher der Faktor zu sein scheint, der die Mykorrhizabildung direkt regelt. Bei einer hohen Lichtstärke geht eine lebhaftere Kohlenhydratproduktion vor sich, wodurch den Mykorrhizapilzen eine grössere Menge Zucker zugänglich wird. Wenn entweder ein starker Mangel an löslichem Stickstoff oder an Phosphor im Substrat vorliegt, wird die Eiweissynthese gehemmt, und es entsteht ein Überschuss an löslichen Kohlenhydraten in den Wurzeln der Wirtspflanze, wobei sich Mykorrhiza bildet. Kommen sowohl leichtzugänglicher Stickstoff wie Phosphor in reichlicher Menge im Substrat vor, so entsteht dagegen kein Überschuss an löslichen Kohlenhydraten in den in diesem Fall kräftig heranwachsenden Pflanzen, weshalb Mykorrhizabildung ausbleibt. Dasselbe dürfte auch bei spärlicher Beleuchtung der Fall sein, insbesondere wenn löslicher Stickstoff in reichlichem Ausmass vorhanden ist. Hierdurch ist die früher festgestellte schlechtere Mykorrhizabildung bei geringen Lichtstärken in Erden mit einer lebhaften Stickstoffmobilisierung zu erklären.

12. Bei Kolbenversuchen unter aseptischen Verhältnissen wurde nachgewiesen, dass betreffs der Mykorrhizabildung zugesetzte Glukose, die von den Pflanzen aufgenommen wird, gewissermassen einen Mangel an Beleuchtung ersetzen kann. Bei einem hohen Zusatz von Glukose (10 g/Liter Nährlösung), wo nicht der ganze Zucker von den Pflanzen aufgenommen wurde, bildete sich die Mykorrhiza jedoch nur mit Schwierigkeit.

13. Kalium und Kalzium beeinflussten die Mykorrhizabildung in den untersuchten schwedischen Walderden im allgemeinen nicht. Ein Zusatz von $CaCO_3$ konnte jedoch typische ektendotrophe Mykorrhizen bei Kiefern hervorrufen.

14. p_H scheint keinen nennenswerten Einfluss auf die Mykorrhizabildung auszuüben; eine stark alkalische Reaktion dürfte jedoch hemmend wirken.

15. Aneurin (Vitamin B_1), Biotin und Heteroauxin haben, wie sich bei orientierenden Versuchen zeigte, keine Bedeutung für die Mykorrhizabildung. Da der eingeimpfte Pilz bei den unter aseptischen Verhältnissen ausgeführten Kolbenversuchen in der Regel am besten an den Wurzeln entlang wuchs, auch dann, wenn sich keine Mykorrhiza bildete, z. B. bei sehr hohem Zuckerzusatz, ist es jedoch nicht unwahrscheinlich, dass von den Wurzeln abgesonderte Phytohormone die primäre Ursache der Anziehungskraft der Wurzeln auf die Pilze sind, ohne dass deshalb die Bildung der Mykorrhiza direkt von ihnen beeinflusst wird. Ob andere Wuchsstoffe einen Einfluss ausüben, ist noch zu untersuchen.

Summary.

On the conditions for the formation of mycorrhiza in pine and spruce.

In the appearance of mycorrhiza in conifers are large and puzzling variations not accounted for by the distribution of mycorrhiza-forming fungi. The writer has recorded such variations quantitavely in pine (*Pinus silvestris* L.) and spruce (*Picea Abies* (L.) Karst.), mostly in representative Swedish forest types (tables 2, 3, 5, 7, 9—13, 15, 17—21, a key to which is given p. 179). Mycorrhiza was found very variably developed even within apparently uniform forest communities. No clue to this was obtained from the field studies.

The conditions for the formation of mycorrhiza in seedlings of pine (and to some extent spruce) were studied using soil cultures and inoculated pure cultures. A key is given p. 179—180 to the main data on soils used and nutrients added or found in soil when the harvest was made. The results did not support Hatch's (1937) view as to the rôle of potassium and calcium (cf. figs. 20 and 48), nor his claims that interior concentrations of nutrients are decisive (compare tables on nutrient contents to data on mycorrhiza; in particular, table 25 to figs. 25 and 26) and that light has no important rôle. Quite to the contrary, *light* proved to be a factor of paramount importance. Two other factors were found interplaying with light to exert a dominating influence. These are the supply of *available nitrogen* and of *available phosphorus*. This held good as well for nodule formation in young alder (figs. 36—38).

Mycorrhizal infection was always favoured by an increase in light up to the highest value tested ($^1/_2$ of the light in the open). No mycorrhiza developed at $^1/_{16}$ or even, when the soil was high in available nitrogen, at $^1/_8$ of full light. If percentage of mycorrhizal roots is plotted over light, curves are obtained rising rapidly as the light increases from $^1/_8$ to $^1/_4$ of full light; they remind one of the corresponding curves for assimilation (Stålfelt 1924) and growth (figs. 22—26, 39, 40, 42—45, 61). The rise is slower and more lasting where available nitrogen is high.

A severe lack of available nitrogen or phosphorus hampers the for-

mation of mycorrhiza as well as growth, but a moderate scarcity of one or the other of these nutrients is a condition for mycorrhizal infection. This is concluded from experiments where to different soils, with known content of nutrients, was added a complete or a defective nutrient solution (fig. 20), sawdust or glucose (figs. 27—28), or available nitrogen and/or phosphorus in various amounts (figs. 29—31, 39—40, and 42—45), and also from inoculated cultures in sand with different nutrient solutions added (figs. 54—55 and 61). Yet where available nitrogen was not too high, mycorrhizal infection was favoured by all additions of phosphorus that were tried. This was particularly notable in weak light (figs. 29—30, 40, and 43). Conversely, additions of available nitrogen lowered the percentages of mycorrhizal roots even more in weaker than in stronger light (figs. 39 and 42). The lettering in block diagrams, graphs, and tables, is explained in keys 2 and 3, p. 179—181.

The results indicate that lack of available nitrogen is a cause of poor development of mycorrhiza in forests like those shown in figs. 4 and 7, whereas poor light and high levels both of the phosphorus and the nitrogen factors will explain the scarcity of mycorrhiza often seen in good mull soils. This interpretation is much in line with those of previous authors and particularly of Hatch (1937, cf. his figure 16) in spite of the fact that all pictures earlier given of the governing conditions are seriously incomplete and too generalized.

Other factors tested are potassium and calcium (figs. 20 and 48), p_H (fig. 48; cf. also fig. 50), aneurin (vitamin B_1), biotin, and heteroauxin (table 44), copper and Hoagland's A-Z solution. Little of interest was found. Ectendotrophic mycorrhizae (fig. 49, cf. fig. 5) abounded in pine grown in peat whereto $CaCO_3$ had been added. A high p_H seemed somewhat to disfavour mycorrhizal infection. No indication was found of any growth substances being important for the formation of mycorrhiza. The fact that the fungi seek the roots and grow vigorously around them (even when not forming mycorrhiza; fig. 53) may or may not be due to some phytohormone being excreted from the roots.

With pine seedlings grown aseptically in flasks and inoculated either with *Rhizopogon roseolus* or *Boletus variegatus*, moderate additions of glucose favoured mycorrhizal infection notably in weak light (fig. 52), and interplayed with the nitrogen factor much in the same way as did light (figs. 54—55, and 61). It is seen that glucose could partly replace light as a condition for mycorrhiza to form. The glucose dissappeared in flasks not inoculated as well in those inoculated, showing that it was taken up by the seedlings. Glucose was left, however, in the flasks (inoculated or not) that contained large amounts at the start.

Roots of seedlings showed higher contents of reducing substances (table 45, p. 163) and gave a much stronger reaction for starch (with KI_3) when grown under conditions favouring mycorrhizal infection (cf. figs. 29—31 and 42—45).

The following theory is set forth to explain the varying mycorrhizal habit in conifers. The mycorrhiza fungi parasitize the roots for soluble carbohydrates (Frank 1885; Romell 1939 *a* und *b*). They do not enter the roots unless these contain a certain amount of soluble carbohydrates, that is, only if and when photosynthesis is rapid enough and is not followed on the heels by the synthesis of proteids. Now with plenty of nutrients the plant is able to build up proteids as fast as the photosynthetical output of carbohydrates permits. There will be little for the fungi to seek in the roots, and no mycorrhiza will form. Only if there is a certain scarcity of one or other nutrient like nitrogen and phosphorus, needed for the higher syntheses, will these slow down and sugar pile up, inducing the fungi to enter the roots and form mycorrhiza. Too severe a scarcity of some essential nutrient may slow down the primary syntheses as well, causing a scarcity even of soluble carbohydrates and hence poorer conditions for mycorrhizal infection. Phosphorus, in particular, can be expected to have a double effect, since it is known highly to stimulate the production of carbohydrates and at the same time is needed as a building stone for the synthesis of proteids.

The theory advanced accounts for the complicated relation of mycorrhizal infection to the three factors: light and available nitrogen and phosphorus. It gives a common clue to most or all of the differences of mycorrhizal habit observed in conifers, whether growing under natural or under controlled and extensively varied conditions. It also accounts for the varying development of nodules in cultural experiments with alder and, so it seems from literature, with legumes. Thus a whole class of phenomena, seemingly of a very complex nature, has been brought together under one common point of view and yielded a picture of a remarkable simplicity.

The new theory illustrates how very simply a mutually beneficial symbiosis may be established and subtly regulated according to conditions. Given only the possibility of a mycorrhizal relation, involving an exchange of matter by diffusion, between a green plant and a soil fungus specialized on and requiring soluble energy food (say, sugar; cf. Melin 1925), all the rest follows automatically.

Key 1. Key to the statistical data on development of plants and mycorrhiza.[1]

A- und *B*-Myk. in % der Kurzwurzeln = mycorrhizal short-roots of type *A* and *B* (explained below), per cent of all short-roots.
Alter in Jahren = age in years.
Anzahl = number.
Anzahl Kurzwurzeln je Pflanze = short-roots to a plant.
Anzahl Nadeln je Pflanze = needles to a plant.
Anzahl untersuchter Pflanzen = seedlings examined.
Durchschnittliche Nadellänge = average length of needles.
Durchschnittslänge der Langwurzeln = average length of long-roots.
Durchschnittslänge des Stengels = average length of stem.
Höhe = plant height.
Jahrestriebe = length of annual shoot.
Myk. *A* und *B*; Myk. *C*; etc. = types of mycorrhizal roots as distinguished by MELIN (1927) and BJÖRKMAN (1937, 1940, 1941). Cf. figs. 3, 5, 8, 11, 12, 14, 15, 33, 47, 49, 51, 57, and 58.
Probefläche = sample plot.
Trockengewicht des Sprosses = dry weight of shoot.
Trockengewicht der Wurzel = dry weight of root.
Untersuchte Langwurzeln = long-roots examined.
Verhältnis Spross/Wurzel = shoot/root ratio.
Vorjahrsnadeln = length of last year's needles.
Wurzeln = length of roots.

Key 2. Key to the data on soils.

Lettering of soils.

V (Vindeln; 64 Lat. N; 20 Long. E). Humus and sand down to 1 dm from open pine forest with lichens (fig. 1, table 1). Cf. HESSELMAN 1917 *c* and 1926, TAMM 1920.
K (Kulbäcksliden; 64 Lat. N; 20 Long. E). Mor from spruce forest with moss and blueberries, MALMSTRÖM's *Vaccinium*-type (fig. 6, table 4). Cf. HESSELMAN 1937, TIRÉN 1937.
O (Orsa; 61 Lat. N; 15 Long. E). Mor from spruce forest with moss and blueberries, MALMSTRÖM's *Vaccinium*-type. Cf. ROMELL 1938.
N (Nåsten; 60 Lat. N; 18 Long. E). Mor from mixed coniferous forest of pure *Hylocomium*-type.
D (Danderyd; 59 Lat. N; 18 Long. E). Mor from mixed coniferous forest of pure *Hylocomium*-type (fig. 10, table 8). Cf. HESSELMAN 1926, p. 221, ALMQUIST 1929, p. 309, 311—312.
T (Törnby; 60 Lat. N; 18 Long E). Mor from mixed coniferous forest of *Geranium*-type.

[1] Tables 2, 3, 5, 7, 9—13, 15, 17—21, 27, 28, 33, 34, 38, 42, 44. The lettering in the table-heads of section II is explained in keys 2 and 3.

F (Fredrikslund; 60 Lat. N; 18 Long. E). Mull from herbaceous oak woods with hazel (table 14).

M (Maltesholm; 56 Lat. N; 14 Long. E). Mull from beech woods with ramsons (fig. 13, table 16).

H (Hällmyren; 64 Lat. N; Long. E). Peat from drained bog with *Andromeda Polifolia*. Cf. MALMSTRÖM 1935, BJÖRKMAN 1941.

S (sand). Glacial outwash, sampled at a depth of 2 meters near Upsala; used also as an admixture to the soils (see below).

Physical and chemical data on soils.

Data on soils as sampled are collected in fig. 17, while fig. 18 contains the corresponding data (loss on ignition, dry volume weight, p_H by quinhydrone on dried samples, available and total nitrogen, total P_2O_5 and K_2O and lime, CaO) for the mixtures of soil and sand (2:1 by volume) that were used in the culture experiments. Data on available nitrogen are given in black as found shortly after sampling or mixing. The clear blocks on top of the black ones indicate additional amounts found after storage during 3 months.

Data on available nitrogen found in the culture pots when the harvest was made are given in fig. 20, table 24, fig. 35, and fig. 41. Corresponding data on soluble phosphate (EGNÉR's method), expressed as P_2O_5, are given in tables 23, 29, and 32. It should be noted that in many cases nutrients had been added to the pots.

Additions to soils.

B (figs. 20 and 21, and table 23) = solution B (table 22) was added at the rate of 3 liters to a MITSCHERLICH pot holding 5 liters of soil. Table 22 states amounts of nutrients added to a pot and to a seedling.

Dest. Wasser = watered with distilled water (no other addition).

Glukose (fig. 28) = glucose was added as stated in g to a pot (holding 2 liters of soil).

Holzasche (fig. 50) = wood ashes were added as shown by indices in per cent by volume.

KCl, $CaCl_2$, etc. (fig. 48) = amounts added to a pot (holding 2 liters of soil) are stated on p. 122.

—N, —P, etc. (figs. 20 and 21, and table 23) = 3 liters of solution B *less* nitrogen, *less* phosphorus, etc., were added to a 5-liter pot.

N_1, N_2, etc.; P_1, P_2, etc.; N_1P_1, etc. (figs. 32, 35—38, 41, and 46; tables 27—30 and 32—35; *also the corresponding indices* in figs. 29—31, 39—40 and 42—45) = available nitrogen or phosphorus, or both, was added to the culture pots (holding 2 liters of soil; shown in figs. 19 and 36) in amounts stated in tables 26 and 31, where »je Topf« means to a pot and »je Pflanze« to a seedling

Sägespäne (fig. 27) = sawdust was added as shown by indices in per cent by volume.

Key 3. Key to the experimental results.

A. *Soil cultures.*

Exp. no.	Species used	Factors varied[1]	Soils used[2]	Additions (tab., p.)	Results		N, P, K, Ca in plants	Left in soil[4]	
					fig.[3]	tab.		avail. N	sol. P
1	Pine	Ca, K, N, P	D, K, M	22 73	20	—	fig. 21[5]	fig. 20	tab. 23
2	Pine	Light	H, K, M, O, T, V	— —	22, 25	—	tab. 25	tab. 24	—
2	Spruce	Light	H, K, M, O, T, V	— —	23, 24, 26	—	tab. 25	tab. 24	—
3	Pine	(N)	K, M	sawdust	27	—	—	—	—
3	Pine	(N)	D, H, K, V	glucose	28	—	fig. 28[5]	—	—
4	Pine	N, P	H, K, V	26 92	29—32	27—28	tab. 30	fig. 35	tab. 29
5	Alder	N, P	V	26 92	37—38	—	—	—	—
6	Pine	Light, N, P	D	31 109	39—40	—	—	fig. 41	tab. 32
7	Pine	Light, N, P	H, K	26 92	42—46	33—34	tab. 35	—	—
8	Pine	Ca, K	D, H, K, V	— 122	48	—	—	—	—
9	Pine	(p_H, etc.)	H, K, V	wood ashes	50	—	—	—	—

[1] Ca = lime, K = potassium, N = available nitrogen, P = soluble phosphate. Light (»Licht«) is expressed in per cent of full light. The lettering in diagrams and table-heads is explained in key 2 (additions to soils).

[2] Symbols are explained in key 2 (lettering of soils).

[3] Key to block diagrams: clear blocks = dry weight of shoot: shaded blocks = dry weight of roots; hatched blocks = mycorrhiza *A* and *B*, per cent of all short-roots. »Wurzelknöllchen« (fig. 37) = nodules.

[4] »Am Ende« (in table-heads) = at the end of experiment.

[5] Clear blocks = contents of shoots; shaded blocks = contents of roots.

B. *Pure cultures of pine with* ***Rhizopogon roseolus*** *or* ***Boletus variegatus.***

Exp. no.	Inoculate	Factors varied[1]	Substrate tab.[2]	Results		Nutrients in plants tab.[4]
				fig.	tab.	
10	*Bol. var.*	Light, G	—	52	—	—
11	*Rhiz. ros.*	G, N, P	37	54—55	38	39
12	*Rhiz. ros.*	G, Light, N	37	61	—	40
13	*Rhiz. ros.*	Ca, K	41	—	42	43
14	*Rhiz. ros.*	Growth substances	37	—	44	—

[1] G = glucose; see further the notes to the preceding synopsis.

[2] Tables 37 and 41 do not give in full the composition of the nutrient solutions; see further the text, p. 133 and 146, respectively. MELIN's (1936, p. 1082) solution was used in exp. 10. In table heads, »je Kolben« = to a flask.

[3] »Ungeimpft« (in table-heads) = not inoculated.

[4] »Spross« = contents of shoots; »Wurzel« = contents of roots.

Literaturverzeichnis.

Åberg, B. & Rodhe, W. 1942. Über die Milieufaktoren in südschwedischen Seen. — Symb. Bot. Ups. V: 3.

Aldrich-Blake, R. N. 1930. The plasticity of the root system of Corsican pine in early life. — Oxford Forestry Memoir, 12.

Allison, F. E. & Ludwig, C. A. 1934. The cause of decreased nodule formation on legumes supplied with abundant combined nitrogen. — Soil Science, 37.

Almquist, E. 1929. Upplands vegetation och flora. — Acta Phytogeogr. Suecica, 1.

Andersen, A. C. & Jensen, B. N. 1925. Zur Bestimmung des Stickstoffs nach Kjeldahl. — Zeitschr. f. analyt. Chemie, 67.

Anonymus. 1931. Establishing pines. Preliminary observations on the effects of soil inoculation. — Rhodesia Agr. Journ., 28.

Arnborg, T. 1942. Lågaföryngringen i en sydlappländsk granurskog. — Sv. Skogsvårdsför. Tidskr., 40.

Arrhenius, O. 1934. Fosfathalten i skånska jordar. — Sv. Geol. Unders., Ser. C, Nr 383. Stockholm. (Engl. Zusammenf.).

Atkins, W. R. G. & Poole, H. H. 1930. Photo-electric measurements of illumination in relation to plant distribution. IV. Changes in the colour composition of daylight in the open and in shaded situations. — Sci. Proc. Royal Dublin Soc. New. ser., 20.

Aurén, T. E. 1937. Luminant efficiency of solar radiation. — Statens Met.-hydrogr. anst. Medd. Ser. Upps., 16.

Balks, R. 1925. Untersuchungen über die Bildung und Zersetzung des Humus im Boden. — Die landw. Versuchsstat., 13.

Benecke, W. & Jost, L. 1924. Pflanzenphysiologie I. — Jena.

Bertrand, M. G. 1906. Le dosage des sucres réducteurs. — Bull. de la Soc. chim., 35.

Björkman, E. 1937. Om inverkan av ammoniumnitrat på granmykorrhizans utbildning i råhumusmark. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 30, S. 631. (Deutsche Zusammenf.).

——. 1940. Om mykorrhizans utbildning hos tall- och granplantor, odlade i näringsrika jordar vid olika kvävetillförsel och ljustillgång. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 32. (Engl. Zusammenf.).

——. 1941. Mykorrhizans utbildning och frekvens hos skogsträd på askgödslade och ogödslade delar av dikad myr. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 32. (Deutsche Zusammenf.).

Böning, K. 1933. Über die Beziehungen zwischen Infektionstypus, Aufbau und Stoffwechselverlauf bei verschiedener Mineralsalzernährung der Pflanze. — Zentralbl. f. Bakt., Parasitenk. u. Infektionskrankh. 89.

BONNER, D. M. & BONNER, J. 1940. On the influence of various growth factors on the growth of green plants. — Amer. Journ. of Bot., 27.

BURSTRÖM, H. 1941. Studies on the carbohydrate nutrition of roots. — Lantbrukshögsk. Ann., 9.

CHAPMAN, H. D. 1928. The precipitation of calcium oxalate in the presence of iron, aluminum, titanium, manganese, magnesium and phosphates, with special reference to the determination of total soil calcium. — Soil Science, 26.

ECKERSON, S. H. 1931. Influence of phosphorus deficiency on metabolism of the tomato (*Lycopersicum esculentum* Mill.). — Contrib. Boyce Thompson Inst., 3.

EGNÉR, H. 1932. Metod att bestämma lättlöslig fosforsyra i åkerjord. — Medd. Cent.-anst. f. försöksv. på jordbruksområdet, 425.

EGNÉR. H., KÖHLER, G. & NYDAHL, F. 1938. Die Laktatmethode zur Bestimmung leichtlöslicher Phosphorsäure in Ackerböden. — Lantbrukshögsk. Ann., 6.

ENDRIGKEIT, A. 1937. Beiträge zum ernährungsphysiologischen Problem der Mykorrhiza unter besonderer Berücksichtigung des Baues und der Funktion der Wurzel- und Pilzmembranen. — Bot. Arch., 39.

ENEROTH, O. 1931. Försök rörande hyggesaskans inverkan på barrträdsfröets groning och plantornas första utveckling. — Commentationes forestales, 5. (Deutsche Zusammenf.).

Förteckning över Skandinaviens växter (Mossor, alger, lavar). — Lund 1937.

Förteckning över Skandinaviens växter (Kärlväxter). — Lund 1941.

FRANK, B. 1885. Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 3.

FRED, E. B. & WILSON, P. W. 1934. On photosynthesis and free nitrogen assimilation by leguminous plants. — Proc. Nat. Acad. of Sciences, 20.

FRIES, N. 1938. Über die Bedeutung von Wuchsstoffen für das Wachstum verschiedener Pilze. — Symb. Bot. Ups., III: 2. (Engl. Zusammenf.).

GASSNER, G. & GOEZE, G. 1934. Assimilationsverhalten, Chlorophyllgehalt und Transpirationsgrösse von Getreideblättern mit besonderer Berücksichtigung der Kalium- und Stickstoffernährung. — Zeitschr. f. Bot. 27.

GAST, P. R. 1937. Studies on the development of conifers in raw humus. III. The growth of Scots pine (*Pinus silvestris* L.) seedlings in pot cultures of different soils under varied radiation intensities. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 29.

GIÖBEL, G. 1926. The relation of the soil nitrogen to nodule development and fixation of nitrogen by certain legumes. — New Jersey Agr. Exp. Stations Bull., 436.

GRASOVSKY, A. 1929. Some aspects of light in the forest. — Yale Univ. School of Forestry Bull., 23.

HAAS, A. R. C. 1936. Phosphorus relations of lemon cuttings grown in solution cultures. — Bot. Gaz. 97.

HAGEDORN, H. C. & JENSEN, B. N. 1918. Om kvantitativ Bestemmelse af minimale Glucosemængder, særlig i Blod. — Ugeskrift for Læger, 80.
——. 1923 *a*. Zur Mikrobestimmung des Blutzuckers mittels Ferricyanid. — Biochem. Zeitschr., 133.
——. 1923 *b*. Die Ferricyanidmethode zur Blutzuckerbestimmung. II. — Ibid., 137.
HATCH, A. B. 1934. A jet black mycelium forming ectotrofic mycorrhizae. — Svensk Bot. Tidskr., 28.
——. 1936. The rôle of mycorrhizae in afforestation. — Journ. of Forest., 34.
——. 1937. The physical basis of mycotrophy in *Pinus*. — The Black Rock Forest Bull., 6.
HATCH, A. B. & DOAK, K. D. 1933. Mycorrhizal and other features of the root systems of *Pinus*. — Journ. Arnold Arb., 14.
HESSELMAN, H. 1904. Om tallens höjdtillväxt och skottbildning somrarne 1900—1903. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 1. (Deutsche Zusammenf.).
——. 1917 *a*. Om våra skogsföryngringsåtgärders inverkan på salpeterbildningen i marken ,och dess betydelse för barrskogens föryngring. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 13—14. (Engl. Zusammenf.).
——. 1917 *b*. Studier över salpeterbildningen i naturliga jordmåner och dess betydelse i växtekologiskt avseende. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 13—14. (Deutsche Zusammenf.).
——. 1917 *c*. Studier över de norrländska tallhedarnas föryngringsvillkor. II. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 13—14. (Deutsche Zusammenf.).
——. 1926. Studier över barrskogens humustäcke, dess egenskaper och beroende av skogsvården, — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 22. (Deutsche Zusammenf.).
——. 1927. Studier över barrträdsplantans utveckling i råhumus. I. Betydelsen av kvävemobiliseringen i råhumustäcket för tall- och granplantans första utveckling. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 23. (Deutsche Zusammenf.).
——. 1937. Om humustäckets beroende av beståndets ålder och sammansättning i den nordiska granskogen av blåbärsrik *Vaccinium*-typ och dess inverkan på skogens föryngring och tillväxt. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 30. (Deutsche Zusammenf.).
——. 1939. Granens föryngringssvårigheter på örtrik mark och dess orsaker. — Bot. Notiser.
HIBBARD, R. P. & GRIGSBY, B. H. 1934. Relation of light, potassium and calcium deficiencies to photosynthesis, protein synthesis and translocation. — Agr. Exp. Station Mich. State Coll., Techn. Bull., 141.
HILLEBRAND, W. & LUNDELL, G. 1929. Applied inorganic analysis. — New York.
HOFFMANN, W. 1939. Neuere Untersuchungen über die Ursache der Urbarmachungskrankheit und die Wirkung des Kupfers als Spurenelement. — Bodenk. und Pflanzenernähr., 13.
HOPKINS, E. W. 1935. The effect of long and short day and shading on nodule development and composition of the soybean. — Soil Science, 39.

HUTCHINGS, T. B. 1936. Relation of phosphorus to growth, nodulation and composition of soybeans. — Agr. Exp. Station Missouri, Res. Bull., 243.

JAHN, E. 1934. Die peritrophe Mykorrhiza. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 52.

JONES, W. W. 1936. Respiration and metabolism in etiolated wheat seedlings as influenced by phosphorus nutrition. — Plant Physiology, 11.

KESSEL, S. L. 1927. Soil organisms. The dependence of certain pine species on a biological soil factor. — Empire Forestry Journ., 6.

KNUCHEL, H. 1914. Spektrophotometrische Untersuchungen im Walde. — Mitteil. d. schweiz. Centralanst. f. d. forst. Versuchsw., 11.

KOSTYTSCHEW, S. 1922. Studien über Photosynthese. Die CO_2-Assimilation der Leguminosen. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 40.

LANGLET, O. 1936. Studier över tallens fysiologiska variabilitet och dess samband med klimatet. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 29. (Deutsche Zusammenf.).

LANGLET, O. & TIRÉN, L. 1937. Kulbäckslidens försökspark. — 1937 års nordiska skogskongress, Exkursion I. Stockholm.

LEONARD, L. T. 1926. A preliminary note on the relation of photosynthetic carbohydrate to nodule formation on soybeans. — Journ. Amer. Soc. Agr., 18.

LIHNELL, D. 1939. Untersuchungen über die Mykorrhizen und die Wurzelpilze von *Juniperus communis*. — Symb. Bot. Ups., III: 3.

——. 1942. *Cenococcum graniforme* als Mykorrhizabildner von Waldbäumen. — Symb. Bot. Ups., V: 2.

LINDQUIST, B. 1932. Den sydskandinaviska kulturgranskogens reproduktionsförhållanden. — Sv. Skogsvårdsför. Tidskr., 30. (Deutsche Zusammenf.).

——. 1937. Om några parasitiska marksvampar i nordsvenska råhumusmarker. — Norrl. Skogsvårdsförb. Tidskr.

——. 1939. Die Fichtenmykorrhiza im Lichte der modernen Wuchsstoffforschung. — Bot. Notiser.

LUDWIG, C. A. & ALLISON, F. E. 1935. Some factors affecting nodule formation on seedlings of leguminous plants. — Journ. Amer. Soc. Agr., 27.

LUNDEGÅRDH, H. 1932. Die Nährstoffaufnahme der Pflanze. — Jena.

LUNDELL, S. & NANNFELDT, J. A. 1934—1941. Fungi exsiccati suecici praesertim Upsalienses. Uppsala.

MALMSTRÖM, C. 1923. Degerö stormyr. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 20. (Deutsche Zusammenf.).

——. 1926. The experimental forests of Kulbäcksliden and Svartberget in North Sweden. 2. Vegetation. — Skogsförs.-anst.:s Exkursionsledare, 11. Stockholm.

——. 1935. Om näringsförhållandenas betydelse för torvmarkers skogsproduktiva förmåga. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 28. (Deutsche Zusammenf.).

——. 1937. Tönnersjöhedens försökspark i Halland. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 30. (Deutsche Zusammenf.).

MANGIN, L. A. 1910. Introduction a l'étude des mycorhizes des arbres forestiers. — Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat., Paris, 5: 2.

MASUI, K. 1926. A study of the mycorrhiza of *Abies firma* S. et Z. with special reference to its mycorrhizal fungus, *Cantharellus floccosus* Schw. — Memoirs Coll. Science, Kyoto Imp. Univ., B: 2.

MC COMB, A. L. 1938. The relation between mycorrhiza and the development and nutrient absorption of pine seedlings in a prairie nursery. — Journ. of Forestry, 36.

MELIN, E. 1917. Studier över de norrländska myrmarkernas vegetation med särskild hänsyn till deras skogsvegetation efter torrläggning. — Norrl. Handbibl. 7. Uppsala,

——. 1921. Über die Mykorrhizapilze von *Pinus silvestris* und *Picea Abies*. — Sv. Bot. Tidskr., 15.

——. 1922. Untersuchungen über die *Larix*-Mykorrhiza. I. Synthese der Mykorrhiza in Reinkultur. — Sv. Bot. Tidskr., 16.

——. 1923. Experimentelle Untersuchungen über die Konstitution und Ökologie der Mykorrhizen von *Pinus silvestris* L. und *Picea Abies* (L.) Karst. — Mykol. Unters. u. Ber. von R. FALCK, 2.

——. 1925. Untersuchungen über die Bedeutung der Baummykorrhiza. — Jena.

——. 1927. Studier över barrträdsplantans utveckling i råhumus. II. Mykorrhizans utbildning hos tallplantan i olika råhumusformer. — Medd. Stat. skogsförs.-anst.. 23. (Deutsche Zusammenf.).

——. 1936. Methoden der experimentellen Untersuchung mykotropher Pflanzen. — Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. XI, 4.

MELIN, E. & LINDEBERG, G. 1939. Über den Einfluss von Aneurin und Biotin auf das Wachstum einiger Mykorrhizenpilze. — Bot. Notiser.

MELIN, E. & NYMAN, B. 1940. Weitere Untersuchungen über die Wirkung von Aneurin und Biotin auf das Wachstum von Wurzelpilzen. — Arch. f. Mikrobiol., 11.

MELIN, E. & NYMAN, B. 1941. Über das Wuchstoffsbedürfnis von *Boletus granulatus* (L.) Fr. — Ibid. 12.

MELIN, E. & NORKRANS, B. 1942. Über den Einfluss der Pyrimidin- und der Thiazolkomponente des Aneurins auf das Wachstum von Wurzelpilzen. — Svensk Bot. Tidskr., 36.

MILLER, F. J. 1938. The influence of mycorrhizae on the growth of shortleaf pine seedlings. — Journ. of Forestry, 36.

MITCHELL, H. L. 1934. Pot culture tests of forest soil fertility. — The Black Rock Forest Bull., 5.

——. 1936. The effect of varied solar radiation upon the growth, development and nutrient content of white pine seedlings grown under nursery conditions. — Black Rock Forest Papers, 1, 4.

——. 1939. The growth and nutrition of white pine (*Pinus Strobus* L.) seedlings in cultures with varying nitrogen, phosphorus, potassium and calcium. — The Block Rock Forest Bull., 9.

MITCHELL, H. L., FINN, R. F. & ROSENDAHL, R. O. 1937. The relation between mycorrhizae and the growth and nutrient absorption of coniferous seedlings in nursery beds. — Black Rock Forest Papers, 1, 10.

MODESS, O. 1941. Zur Kenntnis der Mykorrhizabildner von Kiefer und Fichte. — Symb. Bot. Ups., V: 1.

MÖLLER, A. 1903. Untersuchungen über ein- und zweijährige Kiefern im märkischen Sandboden. — Zeitschr. f. Forst- und Jagdw., 35.

MORK, E. 1927. Granskogens foryngelsesforhold i Namdalstraktene. En undersøkelse av vegetasjonens og jordbunnstilstandens betydning for efterveksten. — Medd. fra det Norske Skogsforsøksvesen, II, 8. (Deutsche Zusammenf.).

MULDER, E. G. 1940. Ueber den Kupfermangel als Ursache der Urbarmachungskrankheit. — Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten (Pflanzenpathologie) und Pflanzenschutz, 50.

NIGHTINGALE, G. T. 1937. Potassium and calcium in relation to nitrogen metabolism. — Bot. Gaz. 98.

NYDAHL, F. 1932. Jämförelse mellan några metoder att bestämma åkerjordens kaligödslingsbehov, — Medd. Centr.-anst. f. försöksv. på jordbruksområdet, 421. (Engl. Zusammenf.).

——. 1939. Die Bestimmung des Kupfers im Rauhfutter nach der Diäthyldithiocarbamat-Methode. — Zeitschr. f. analyt. Chemie, 116.

OLIVEROS, S. 1932. Effect of soil inoculation on the growth of Benguet Pine (*Pinus insularis* Endl.). — The Makiling Echo, Bur. of Forestry, Dept. of Agr. and natural resources of the Philippine Islands, 11.

OLSEN, C. 1929. Om den analytiske Bestemmelse av ammoniak i jordbunden og om jordbundens adsorptionsevne overfor ammoniak. — Medd. fra Carlsbergslab., 17.

PARNAS, J. K. 1938. Über die Ausführung der Stickstoffbestimmung nach KJELDAHL in der Modifikation von PARNAS und WAGNER. — Zeitschr. f. analyt. Chemie, 114.

PIRSON, A. 1938. Photosynthese und Mineralsalzernährung. — Fortschr. d. landwirtschaftl.-chem. Forschung.

VON PLOTHO, O. 1941. Die Synthese der Knöllchen an den Wurzeln der Erle. — Arch. f. Mikrobiol., 12.

POSCHENRIEDER, H., SAMMET, K. & FISCHER, R. 1940. Untersuchungen über den Einfluss verschiedener Ernährung mit Kali und Phosphorsäure auf die Ausbildung der Wurzelknöllchen und die Tätigkeit der Knöllchenbakterien bei der Sojabohne. — Zentralbl. f. Bakt., Parasitenk. u. Infektionskrankh., 102.

RADEMACHER, B. 1938. Der Stand unserer Kenntnisse von der Bedeutung des Kupfers als Spurenelement. — Fortschr. d. landwirtschaftl.-chem. Forschung.

RAYNER, M. C. 1936; 1939. The mycorrhizal habit in relation to forestry. II; III. Organic composts and the growth of young trees. — Forestry, 10; 13.

REXHAUSEN, L. 1920. Ueber die Bedeutung der ektotrophen Mykorrhiza für die höheren Pflanzen. — Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, 14.

RICHARDS, F. J. & TEMPLEMAN, W. G. 1936. Physiological studies in plant nutrition. IV. Nitrogen metabolism in relation to nutrient deficiency and age in leaves of barley. — Ann. of Bot., 50.

RICHARDS, F. J. 1938. Physiological studies in plant nutrition. VIII. The relation of respiration rate to the carbohydrate and nitrogen meta-

bolism of the barley leaf as determined by phosphorus and potassium supply. — Ann. of Bot. New. ser., 2.

Robbins, W. J. & Kavanagh, E. 1938. Intermediates of vitamin B_1 and the growth of *Torula*. — Plant Physiology, 13.

Roeloffs, J. W. 1930. Over kunstmatige verjonging van *Pinus Merkusii* Jungh. et de Vr. en *Pinus Khasya* Royle. — Tectona, 23.

Romell, L.-G. 1924. Samspelet mellan olika produktionsfaktorer. — Sv. Skogsvårdsför. Tidskr., 22.

——. 1930. Blodriskan, en granens följesvamp. — Sv. Bot. Tidskr., 24. (Deutsche Zusammenf.).

——. 1934. En biologisk teori för mårbildning och måraktivering. — Stockholm.

——. 1935. Ecological problems of the humus layer in the forest. — Cornell Univ. Agr. Exp. Station Memoir, 170.

——. 1938. A trenching experiment in spruce forest and its bearing on problems of mycotrophy. — Sv. Bot. Tidskr., 32.

——. 1939 *a*. The ecological problem of mycotrophy. — Ecology, 20.

——. 1939 *b*. Barrskogens marksvampar och deras roll i skogens liv. — Sv. Skogsvårdsför. Tidskr., 37. (Engl. Zusammenf.).

Scharrer, K. 1940. Biochemie der Spurenelemente. — Berlin.

Schneider, K. 1935. Beeinflussungen der Gewebeausbildung von *Pelargonium zonale* durch verschiedene Ernährung. — Zeitschr. f. Bot., 28.

Schopfer, W. H. 1939. Vitamine und Wachstumsfaktoren bei den Mikroorganismen, mit besonderer Berücksichtigung des Vitamins B_1. — Ergebnisse der Biologie, 16.

Sernander, R. 1936. Granskär och Fiby urskog. — Acta Phytogeogr. Suecica, 8. (Engl. Zusammenf.).

Shaffer, P. A. & Hartmann, A. F. 1921. The iodometric determination of copper and its use in sugar analysis. II. Methods for the determation of reducing sugars in blood, urine, milk, and other solutions. — Journ. of Biol. Chem., 45.

Shirley, H. L. 1929. Influence of light intensity and light quality upon the growth of plants. — Contrib. Boyce Thompson Inst., 2.

Smirnov, A., Strom, E. & Kuznetzov, S. 1938. Variations of carbohydrate and nitrogen metabolism in higher plants in relation to phosphates (Summary). — Bull. Acad. Sci. U.R.S.S. Ser. Biol., 2.

Söderbaum, H. G. & Barthel, C. 1924. Inverkan på växtligheten av träavfall (sågspån) i jorden. — Medd. Centr.-anst. f. försöksv. på jordbruksområdet, 271.

Stahl, E. 1900. Der Sinn der Mycorhizenbildung. Eine vergleichendbiologische Studie. — Jahrb. f. wiss. Bot.,34.

Stålfelt, M. G. 1924. Tallens och granens kolsyreassimilation och dess ekologiska betingelser. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 21. (Deutsche Zusammenf.).

Strasburger, E. 1913. Das botanische Praktikum. — Jena.

Strepkov, S. M. 1937. Untersuchung einiger Mikromethoden der Zuckerbestimmung. Bot. Arch., 39.

Svanberg, O. & Nydahl, F. 1941. Den svenska höskördens kopparhalt. — Kungl. Lantbruksakad. Tidskr., 80. (Deutsche Zusammenf.).

SYLVÉN, N. 1916. De svenska skogsträden. I. Barrträden. — Stockholm.
——. 1924. Om våra främmande barrträds vinterhärdighet. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 21. (Deutsche Zusammenf.).
SYSSAKYAN, N. M. 1938 *a*. The effect of the forms of nutritional nitrogen and of phosphorus supply on the formation of carbohydrates and nitrogeneous compounds in the sugar beet (Summary). — Bull. Acad. Sci. U.R.S.S. Ser. Biol., 2.
——. 1938 *b*. The influence of periods of phosphate nutrition on sugar storage in the sugar beet (Summary). — Ibid.
TAMM, O. 1920. Markstudier i det nordsvenska barrskogsområdet. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 17. (Deutsche Zusammenf.).
——. 1931. Studier över jordmånstyper och deras förhållande till markens hydrologi i nordsvenska skogsterränger. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 26. (Deutsche Zusammenf.).
——. 1940. Den nordsvenska skogsmarken. — Utg. av Norrlands Skogsvårdsförbund. Stockholm.
——. 1942. Några synpunkter på den svenska skogens fosfatfråga. — Sv. Bot. Tidskr., 36.
TAMM, O. & MALMSTRÖM, C. 1926. The experimental forests of Kulbäcksliden and Svartberget in North Sweden. — Skogsförs.-anst.:s Exkursionsledare 11. Stockholm.
THESLEFF, A. 1919. Studier öfver basidsvampfloran i sydöstra Finland med hänsyn till dess sammansättning, fysiognomi, fenologi och ekologi. — Bidr. t. känned. af Finlands natur och folk, 79, 1.
THIMANN, K. V. & LANE, R. H. 1938. After-effects of the treatment of seed with auxin. — Amer. Journ. of Bot., 25.
THORNTON, H. G. 1929. The »inoculation« of lucerne (*Medicago sativa* L.) in Great Britain. — Journ. of Agr. Science, 19.
——. 1930. The influence of the host plant in inducing parasitism in lucern and clover nodules. — Roy. Soc. (London), Proc. Ser. B., 106.
TIRÉN, L. 1934. Nyare fältförsöksmetodik, belyst genom några skogsodlingar på Kulbäckslidens försökspark. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 27. (Engl. Zusammenf.).
——. 1937. Skogshistoriskå studier i trakten av Degerfors i Västerbotten. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 30. (Engl. Zusammenf.).
TYSON, J. 1930. Influence of soil conditions, fertilizer treatments and light intensity on growth, chemical composition, and enzymic activities of sugar beets. — Agr. Exp. Station, Michigan Stat. Coll. Techn. Bull., 108.
WEIS, F. & BONDORFF, K. A. 1920. Kemisk-biologisk Undersøgelse af Skovjord under overernærede Graner i Lyngby skov. — Det forstlige Forsøgsvæsen i Danmark, 5.
WENT, F. W. 1939. Growth hormones in the higher plants. — Ann. Rev. of Biochemistry, 8.
WHITE, D. P. 1941. Prairie soil as a medium for tree growth. — Ecology, 22.
WIESNER, J, 1907. Der Lichtgenuss der Pflanzen. — Leipzig.
WILLIAMS, R. F. 1938. Physiological ontogeny in plants and its relation to nutrition. IV. The effect of phosphorus supply on the total-, pro-

tein-, and soluble-nitrogen contents, and water content of the leaves and other plant parts. — The Austr. Journ. of Exp. Biol. a. Medic. Sci., 16.

Wilson, J. K. 1917. Physiological studies of *Bacillus radicicola* of soybean (*Soja max* Piper) and of factors influencing nodule production. — Cornell Univ. Agr. Exp. Station Bull., 386.

———. 1931. Nodule production on etiolated wetch seedlings. — Phytopathology, 21.

Wilson, P. W. 1935. The carbohydrate-nitrogen relation in symbiotic nitrogen fixation. — Agr. Exp. Station Univ. of Wisconsin, Res. Bull., 129.

———. 1937. Symbiotic nitrogen-fixation by the Leguminosae. — The Bot. Rev., 3.

Young, H. E. 1936. A mycorrhiza-forming fungus of *Pinus*. — Journ. Austr. Inst. Agr. Sci., 2.

Zinzadze, C. 1930. Neue Methode zur kolorimetrischen Bestimmung der Phosphor- und Arsensäure. — Zeitschr. f. Pflanzenernähr., Düngung u. Bodenk., 16.

———. 1935. Colorimetric methods for the determination of phosphorus. (In the presence of silica, arsenic, iron and nitrates). — Industr. and Eng. Chem., Anal. Ed., 7.

Zon, R. & Graves, H. S. 1911. Light in relation to tree growth. — U. S. Depart. of Agr. Forest Serv. Bull., 92.

SYMBOLAE BOTANICAE UPSALIENSES:

VOL. I. (N:r 1—5.)

1. H. G. Bruun, Cytological Studies in Primula. Uppsala 1932. Pris 12 kr.
2. Ragnhild Grundell, Zur Anatomie von Myrothamnus flabellifolia Welw. Uppsala 1933. Pris kr. 1: 50.
3. J. A. Nannfeldt, Poa rigens Hartm. versus Poa arctica R. Br. Uppsala 1934. Pris 2 kr.
4. Sven Junell, Zur Gynäceummorphologie und Systematik der Verbenaceen und Labiaten nebst Bemerkungen über ihre Samenentwicklung. Uppsala 1934. Pris 12 kr.
5. J. A. Nannfeldt, Taxonomical and Plant-geographical Studies in the Poa laxa Group. A Contribution to the History of the North European Mountain Floras. Uppsala 1935. Pris 6 kr.

VOL. II.

1. H. O. Juel, Joachim Burser's Hortus siccus. Uppsala 1936. Pris 10 kr.
2. Nils Svedelius, The Apomeiotic Tetrad Division in Lomentaria rosea in Comparison with the Normal Development in Lomentaria clavellosa. Uppsala 1937. Pris 3 kr.
3. G. B. E. Hasselberg, Zur Morphologie des vegetativen Sprosses der Loganiaceen. Uppsala 1937. Pris 9 kr.
4. George F. Papenfuss, The Structure and Reproduction of Claudea multifida, Vanvoorstia spectabilis, and Vanvoorstia coccinea. Uppsala 1937. Pris 4 kr.

VOL. III.

1. Gunnar Lohammar, Wasserchemie und höhere Vegetation schwedischer Seen. Uppsala 1938. Pris 15 kr.
2. Nils Fries, Über die Bedeutung von Wuchsstoffen für das Wachstum verschiedener Pilze. Uppsala 1938. Pris 10 kr.
3. Daniel Lihnell, Untersuchungen über die Mykorrhizen und die Wurzelpilze von Juniperus communis. Uppsala 1939. Pris 7 kr.

VOL. IV.

1. Nils Fries, Researches into the Multipolar Sexuality of Cyathus striatus Pers. Uppsala 1940. Pris 3 kr.
2. Ewert Åberg, The Taxonomy and Phylogeny of Hordeum L. sect. Cerealia Ands. with special reference to Thibetan Barleys. Uppsala 1940. Pris 9 kr.
3. George F. Papenfuss, A Revision of the South African Marine Algae in Herbarium Thunberg. Uppsala 1940. Pris 2 kr.
4. J. A. Nannfeldt, On the Polymorphy of Poa arctica R. Br., with special reference to its Scandinavian Forms. Uppsala 1940. Pris 6 kr.
5. Börje Åberg, Växtodling i artificiellt ljus (konstljuskultur) med särskild hänsyn till tomat. (Pflanzenkultur bei künstlichem Licht [Kunstlichtkultur] mit besondrer Berücksichtigung der Tomate.) Uppsala 1941. Pris 6 kr.

VOL. V.

1. Oskar Modess, Zur Kenntnis der Mykorrhizabildner von Kiefer und Fichte. Uppsala 1941. Pris 7 kr.
2. Daniel Lihnell, Cenococcum graniforme als Mykorrhizabildner von Waldbäumen. Uppsala 1942. Pris 2 kr.
3. Börje Åberg und Wilhelm Rodhe, Über die Milieufaktoren in einigen südschwedischen Seen. Uppsala 1942. Pris 15 kr.
4. Daniel Lihnell, Tetramyxa rhizophaga Lihnell n. sp., ein Parasit in den Wurzeln von Juniperus communis L. Uppsala 1942. Pris kr. 1: 50.

VOL. VI.

1. Gunnar Israelson, The Freshwater Florideae of Sweden. Studies on their Taxonomy, Ecology and Distribution. Uppsala 1942. Pris 7 kr.
2. Erik Björkman, Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte. Uppsala 1942. Pris 10 kr.

Pris 10 kr.

Uppsala 1942. Almqvist & Wiksells Boktryckeri-A.-B. 42513